

























NH

REVUE SUISSE  
DE  
ZOOLOGIE

REVUE SCIENTIFIQUE  
DE  
ZOOLOGIE



Qh  
1  
R 454  
A. 58  
N.H.  
111  
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS

Assistant de zoologie

au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 58

Avec 2 planches

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—  
1951





# TABLE DES MATIÈRES

du Tome 58

## Fascicule 1. Janvier 1951.

N <sup>os</sup>		Pages
1.	E. GERBER. Über die Rinder-Reste aus den keltisch-römischen Niederlassungen der Engehalbinsel bei Bern	1
2.	H. BURLA. Systematik, Verbreitung und Oekologie der <i>Drosophila</i> -Arten der Schweiz. Mit 46 Textabbildungen und 17 Tabellen . . . . .	23
3.	A.-M. DU BOIS. Etude expérimentale du phénomène de colloïdopexie chez les Actinies ( <i>Coelenterata</i> ). Avec 1 figure dans le texte et la planche 1 . . . . .	177
4.	R. MATTHEY. La formule chromosomique de <i>Microtus orcadensis</i> Millais. Remarques méthodologiques et discussion critique. Avec 5 figures dans le texte . . . . .	201

## Fascicule 2. Février 1951.

5.	R. GANDER. Experimentelle und oekologische Untersuchungen über das Schlüpfvermögen der Larven von <i>Aedes aegypti</i> L. Mit 21 Textabbildungen und 34 Tabellen	215
6.	R. GÖHRINGER. Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel ( <i>Turdus merula</i> L.) und beim Star ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.). Mit 47 Textabbildungen . . . . .	279
7.	H.-A. GUENIN et M. SCHERLER. La formule chromosomiale du Doryphore <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Stal. Avec 19 figures dans le texte . . . . .	359
8.	Ch. JOYEUX et Jean G. BAER. Le genre <i>Gyrocotyle</i> . Diesing, 1850 ( <i>Cestodaria</i> ). Avec 6 figures dans le texte . . .	371
9.	P. BASILEWSKY. Description préliminaire des <i>Carabidae</i> nouveaux recueillis par le Dr A. Monard au Caméroun	383
10.	S.-L. STRANEO. Descrizione preliminare delle nuove specie raccolte dal Dr Monard della Missione scientifica Sviz-zera nel Camerun . . . . .	387

## Fascicule 3. Juin 1951.

N <sup>os</sup>		Pages
11.	A. BRETSCHER und P. TSCHUMI. Gestufte Reduktion von chemisch behandelten <i>Xenopus</i> -Beinen. Mit 1 Textabbildung und 1 Tabelle . . . . .	391
12.	S. ROSIN. Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante Pearl (Pl) von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen . . . . .	398
13.	M. LÜSCHER. Über die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termitenart <i>Kaloterme flavicollis</i> Fabr. Vorläufige Mitteilung . . . . .	404
14.	R. GEIGY und U. RAHM. Beiträge zur experimentellen Analyse der Metamorphose von <i>Sialis lutaria</i> L. ( <i>Megaloptera</i> ). Mit 3 Abbildungen . . . . .	408
15.	R. GEIGY und E. ERNST. Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termitenarten in Hungerversuch. Mit 4 Tabellen . . . . .	414
16.	Heinrich MÜLLER. Zur Biologie von Hermelin ( <i>Mustela erminea</i> L.) und Mauswiesel ( <i>Mustela nivalis</i> L.). Mit 3 Textabbildungen . . . . .	421
17.	Adolf PORTMANN. Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger . . . . .	427
18.	E. DOTTRENS. Le Lavaret du Lac d'Aiguebelette. Avec 3 Tableaux . . . . .	435
19.	A. BAIRATI und F. E. LEHMANN. Über die Feinstruktur des Hyaloplasmas von <i>Amoeba proteus</i> . Mit 2 Abbildungen . . . . .	443
20.	W. FRITZ. Über die Möglichkeit einer Übertragung von <i>Toxoplasma</i> vom Hund auf den Menschen und über das Vorkommen des Erregers bei Tieren. Mit 2 Tabellen . . . . .	449
21.	J. RICKENBACHER. Die Nukleinsäuren in der Augenentwicklung bei Amphibien. Mit 2 Textabbildungen . . . . .	456
22.	A. BRETSCHER. Vergleich der Beinentwicklung von vier Hühnerrassen nach Colchicinbehandlung. Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen . . . . .	462
23.	H.-A. GUÉNIN. La formule chromosomiale des Coléoptères Ténébrionides nord-africains. II. Erodiinés. Avec 21 figures dans le texte . . . . .	471
24.	G. TÖNDURY. <i>Embryopathia rubeolosa</i> . Zur Wirkung der Rubeola in graviditate auf das Kind. Mit 4 Textabbildungen . . . . .	476
25.	K. THEILER. Die Entwicklung der Zwischenwirbelscheiben bei der Short-Danforth-Maus. Mit 4 Textabbildungen . . . . .	484



N <sup>os</sup>		Pages
26.	J. SEILER und Mitarbeiter. Analyse der intersexen Fühlers von <i>Solenobia triquetrella</i> (Psychidae, Lepid.). Mit 2 Textabbildungen . . . . .	489
27.	F. BALTZER und W. SCHÖNMANN. Über die Letalität des Bastards <i>Triton palmatus</i> ♀ × <i>Salamandra atra</i> ♂. Mit 3 Textabbildungen . . . . .	495
28.	U. WEIDMANN. Über den systematischen Wert von Balzhandlungen bei <i>Drosophila</i> . Mit 3 Textabbildungen . .	502
29.	E. AEPPLI. Die Chromosomenverhältnisse bei <i>Dendrocoelum infernale</i> (Steinmann). Ein Beitrag zur Polyploidie im Tierreich. Mit 5 Textabbildungen und 2 Tabellen . .	511
30.	Ruth LOTMAR. Die Wirkung von Ultraschall auf verschiedene Entwicklungsstadien von <i>Drosophila melanogaster</i>	519
31.	H. GLOOR. Kältepolyploidie in Ganglienzellen von <i>Drosophila hydei</i> . Mit 1 Textabbildung . . . . .	520
32.	P. S. CHEN und F. BALTZER. Investigations on the determination of the adhesive glands in <i>Bombinator pachypus</i> (xenoplastic transplantations). With 9 figures in text .	522
33.	Robert SCHENK. Über Defektoperationen an der dorsalen Urmundlippe junger Gastrulae von <i>Triton alpestris</i> . Mit 5 Abbildungen im Text . . . . .	529
34.	Klaus MAMPELL. Wandlungen des Organischen . . . . .	537

#### Fascicule 4. Décembre 1951.

35.	V. KIORTSIS. Ablation du territoire crête et régénération provoquée dans le tissu cicatriciel provenant de la patte. Avec la planche 2 et 6 figures dans le texte .	553
36.	H. U. MORGENTHALER. Zytologische und histochemische Untersuchungen an diploiden und haploiden Keimen von <i>Triton alpestris</i> . Mit 3 Textabbildungen und 6 Tabellen	571
37.	M <sup>me</sup> A. PRUVOT-FOL. Origine de la tunique des Tuniciers. Avec 10 figures dans le texte . . . . .	605
38.	A. QUARTIER. Morphologie et biologie de <i>Salvelinus alpinus</i> dans le lac de Neuchâtel. Avec 1 tableau . . . . .	631
39.	G. DUBOIS. Nouvelle clé de détermination des groupes systématiques et des genres de <i>Strigeida</i> Poche ( <i>Trematoda</i> ). Avec 9 figures dans le texte . . . . .	639
40.	G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants II. Avec 43 figures dans le texte . . . . .	693

# TABLE DES AUTEURS

PAR

## ORDRE ALPHABÉTIQUE

	Pages
AEPPLI, E. Die Chromosomenverhältnisse bei <i>Dendrocoelum infernale</i> (Steinmann). Ein Beitrag zur Polyploidie im Tierreich. Mit 5 Textabbildungen und 2 Tabellen . . . . .	511
BAIRATI, A. und LEHMANN, F. E. Über die Feinstruktur des Hyaloplasmas von <i>Amoeba proteus</i> . Mit 2 Abbildungen . .	443
BALTZER, F. und SCHÖNMANN, W. Über die Letalität des Bastards <i>Triton palmatus</i> ♀ × <i>Salamandra atra</i> ♂. Mit 3 Textabbildungen . . . . .	495
BASILEWSKY, P. Description préliminaire des <i>Carabidae</i> nouveaux recueillis par le Dr A. Monard au Caméroun . . .	383
BRETSCHER, A. Vergleich der Beinentwicklung von vier Hühnerassen nach Colchicinbehandlung. Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen . . . . .	462
BRETSCHER, A. und TSCHUMI, P. Gestufte Reduktion von chemisch behandelten <i>Xenopus</i> Beinen. Mit 1 Textabbildung und 1 Tabelle . . . . .	391
BURLA, H. Systematik, Verbreitung und Oekologie der <i>Drosophila</i> -Arten der Schweiz. Mit 46 Textabbildungen und 17 Tabellen . . . . .	23
CHEN, P. S. und BALTZER, F. Investigations on the determination of the adhesive glands in <i>Bombinator pachypus</i> (xenoplastic transplantations). With 9 figures in text . . . . .	522
DOTTRENS, E. Le Lavaret du Lac d'Aiguebelette. Avec 3 Tableaux	435
DU BOIS, A.-M. Etude expérimentale du phénomène de colloïdopexie chez les Actinies ( <i>Coelenterata</i> ). Avec 1 figure dans le texte et la planche 1 . . . . .	177
DUBOIS, Georges. Nouvelle clé de détermination des groupes systématiques et des genres de <i>Strigeida</i> Poche ( <i>Trematoda</i> ). Avec 9 figures dans le texte . . . . .	639
FRITZ, Walter. Über die Möglichkeit einer Übertragung von <i>Toxoplasma</i> vom Hund auf den Menschen und über das Vorkommen des Erregers bei Tieren. Mit 2 Tabellen . . . . .	449



GANDER, Ralph. Experimentelle und oekologische Untersuchungen über das Schlüpfvermögen der Larven von <i>Aedes aegypti</i> L. Mit 21 Textabbildungen und 34 Tabellen . . .	215
GEIGY, R. und ERNST, E. Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termitenarten in Hungerversuch. Mit 4 Tabellen . . .	414
GEIGY, R. und RAHM, U. Beiträge zur experimentellen Analyse der Metamorphose von <i>Sialis lutaria</i> L. ( <i>Megaloptera</i> ). Mit 3 Abbildungen . . .	408
GERBER, E. Über die Rinder-Reste aus den keltisch-römischen Niederlassungen der Engehalbinsel bei Bern . . .	1
GLOOR, H. Kältepolyploidie in Ganglienzellen von <i>Drosophila hydei</i> . Mit 1 Textabbildung . . .	520
GÖHRINGER, Rudolph. Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel ( <i>Turdus merula</i> L.) und beim Star ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.). Mit 47 Textabbildungen . . .	279
GUÉNIN, H.-A. La formule chromosomiale des Coléoptères Ténébrionides nord-africains. II. Erodiinés. Avec 21 figures dans le texte . . .	471
GUÉNIN, H.-A. et SCHERLER, M. La formule chromosomiale du Doryphore <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Stal. Avec 19 figures dans le texte . . .	359
JOYEUX, Ch. et BAER, Jean G. Le genre <i>Gyrocotyle</i> , Diesing, 1850 ( <i>Cestodaria</i> ). Avec 6 figures dans le texte . . .	371
KIORTSIS, V. Ablation du territoire crête et régénération provoquée dans le tissu cicatriciel provenant de la patte. Avec la planche 2 et 6 figures dans le texte . . .	553
LOTMAR, Ruth. Die Wirkung von Ultraschall auf verschiedene Entwicklungsstadien von <i>Drosophila melanogaster</i> . . .	519
LÜSCHER, M. Über die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termite <i>Kaloterme flavicollis</i> Fabr. Vorläufige Mitteilung . . .	404
MAMPELL, Klaus. Wandlungen des Organischen . . .	537
MATTHEY, R. La formule chromosomique de <i>Microtus orcadensis</i> Millais. Remarques méthodologiques et discussion critique. Avec 5 figures dans le texte . . .	201
MERMOD, G. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants. II. Avec 43 figures dans le texte . . .	693
MORGENTHALER, H. U. Zytologische und histochemische Untersuchungen an diploiden und haploiden Keimen von <i>Triton alpestris</i> . Mit 3 Textabbildungen und 6 Tabellen . . .	571

	Pages
MÜLLER, Heinrich. Zur Biologie von Hermelin ( <i>Mustela erminea</i> L.) und Mauswiesel ( <i>Mustela nivalis</i> L.). Mit 3 Textabbildungen . . . . .	421
PORTMANN, Adolf. Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger . . . . .	427
M <sup>me</sup> PRUVOT-FOL, A. Origine de la tunique des Tuniciers. Avec 10 figures dans le texte . . . . .	605
QUARTIER, A. Morphologie et biologie de <i>Salvelinus alpinus</i> dans le lac de Neuchâtel. Avec 1 tableau . . . . .	631
RICKENBACHER, U. Die Nukleinsäuren in der Augenentwicklung bei Amphibien. Mit 2 Textabbildungen . . . . .	456
ROSIN, S. Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante Pearl (Pl) von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen . . .	398
SCHENK, Robert. Über Defektoperationen an der dorsalen Urmundlippe junger Gastrulae von <i>Triton alpestris</i> . Mit 5 Abbildungen im Text . . . . .	529
SEILER, J. und Mitarbeiter. Analyse der intersexen Fühlers von <i>Solenobia triquetrella</i> (Psychidae, Lepid.). Mit 2 Textabbildungen . . . . .	489
STRANEO, S.-L. Descrizione preliminare delle nuove specie raccolte dal D <sup>r</sup> Monard della Missione scientifica Svizzera nel Camerun . . . . .	387
THEILER, Karl. Die Entwicklung der Zwischenwirbelscheiben bei der Short-Danforth-Maus. Mit 4 Textabbildungen . . . .	484
TÖNDURY, Gian. <i>Embryopathia rubeolosa</i> . Zur Wirkung der Rubeola in graviditate auf das Kind. Mit 4 Textabbildungen .	476
WEIDMANN, U. Über den systematischen Wert von Balzhandlungen bei <i>Drosophila</i> . Mit 3 Textabbildungen . . . . .	502

10. 5494  
Tome 58

Fascicule 1 (Nos 1-4)

Janvier 1951

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTTRENS

Assistant de zoologie

au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1951



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 58. En cours de publication.

---

	Pages
N <sup>o</sup> 1. E. GERBER. Über die Rinder-Reste aus den keltisch-römischen Niederlassungen der Engthalbinsel bei Bern . . . . .	1
N <sup>o</sup> 2. H. BURLA. Systematik, Verbreitung und Oekologie der <i>Drosophila</i> -Arten der Schweiz. Mit 46 Textabbildungen und 17 Tabellen . . . . .	23
N <sup>o</sup> 3. A.-M. DU BOIS. Etude expérimentale du phénomène de colloïdopexie chez les Actinies ( <i>Cœlenterata</i> ). Avec 1 figure dans le texte et la planche 1 . . . . .	177
N <sup>o</sup> 4. R. MATTHEY. La formule chromosomique de <i>Microtus orcadensis</i> Millais. Remarques méthodologiques et discussion critique. Avec 5 figures dans le texte . . . . .	201

---

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—  
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

# Über die Rinder-Reste aus den keltisch-römischen Niederlassungen der Engehalbinsel bei Bern

von

**Eduard GERBER**

## I. EINLEITUNG

In einem Sonderdruck, betitelt „Vom ältesten Bern“, gab TSCHUMI 1922 einen Ueberblick über „die historische Topographie der Engehalbinsel bei Bern“. Er berichtet darin von den ersten Grabungen durch UHLMANN, v. FELLEBERG und anderen bis zu den Anfängen der systematischen Forschungsarbeiten des Historischen Museums in Bern. Diese begannen 1919 und endigten 1937. Die Jahrbücher des Museums gaben jeweils ausführlich Kunde über die Funde und Schlussfolgerungen. Die keltische Latène-Zeit, welche in unserem Lande von 400—58 v. Chr. dauerte, ist durch Dokumente aus der II. und III. Periode erwiesen. Gemeinsam mit den Römern bewohnten die Kelten die Gegend bis etwa ins dritte nachchristliche Jahrhundert.

Beide Volksstämme beschäftigten sich neben dem Gewerbe auch mit Ackerbau und Viehzucht. Die Knochen der geschlachteten Haustiere sind in zahlreichen Wohn- und Abfallgruben zum Vorschein gekommen. KÜENZI (1927—30), KUHN (1932) und TRAININAS (1935) bearbeiteten einen Teil dieses osteologischen Materials.

Wenn ich auch noch einen Beitrag über die R i n d e r - R e s t e zu geben mich entschloss, so geschah dies aus folgenden Gründen: Vorerst schienen mir die reichen, unbearbeiteten Funde aus den Jahren 1936 und 1937 einigen Erfolg zu versprechen. Auch das von UHLMANN gesammelte Material war einladend. Endlich schien es

angezeigt, die durch DOTTRENS' [1947 a] Untersuchungsmethode erzielten Resultate über die Osteologie des Rindes auf unser bernisches Material anzuwenden. In ähnlicher Weise dienten als Vorbilder die Darstellungen von HESCHELER und RÜEGER 1942.

## II. UNTERKIEFERHAELFTEN (Mandibeln = Md)

Der Erhaltungszustand der Md. ist sehr fragmentär: Mit Ausnahme eines ca. 5 Monate alten Tieres kein einziges Stück mit aufsteigendem Ast. Nur bei Nr. 15 ist der Incisivteil nicht abgebrochen. Das Kinnloch ist 14 Mal erhalten. Zahl der Mandibeln 64, worunter 30 linksseitige und 34 rechtsseitige. Bruchstücke mit ganzer Backzahnreihe gehören schon zu den bessern. Schlüssige Vergleiche können nur unter gleichaltrigen Tieren angestellt werden. Nach dem Grad der Abnutzung der Zähne und deren Durchbruch ist die nachfolgende Altersklassifikation von ELLENBERGER und BAUM 1926 angewendet worden:

### I. Jungtiere (juvenil)

- a) bis zum Durchbruch von  $M_1^*$  ... 5 Monate
- b) „ „ „ „  $M_2$  ... 6—16 Monate
- c) „ „ „ „  $M_3$  ... 17 Monate bis 2 Jahre

### II. Subadulte Tiere

Ersatz der Milchzähne . . . . . 2—2½ Jahre

### III. Alttiere im Wachstum,

adult . . . . . 2½ jährig und mehr

- a) Säulchen von  $M_2$  noch intakt;
- b) „ „  $M_3$  noch intakt;
- c) „ „  $M_3$  ± abgenützt.

So ergab die Altersbestimmung 20 Mandibeln von Jungtieren (I u. II) und 44 Stück von Alttieren (III). Für die Länge der Backzahnreihe gelten die Alveolenmasse; sie konnte in 13 Fällen von Alttieren ermittelt werden.

\* Bezeichnung der vollständigen Backzahnreihe:

vorn	$P_3$	$P_2$	$P_1$	$\underbrace{\hspace{1.5cm}}$	$M_1$	$M_2$	$M_3$	hinten
	Praemolaren				Molaren			



Nach den Untersuchungen von KÜENZI 1929, p. 54, lassen sich aus dem Material der Enge wenigstens 2 Rassen unterscheiden, nämlich das kleine, alte brachycere Pfahlbaurind und ein Rind grösseren Formates. Einige Metacarpalia scheinen zu *Bos brachycephalus* zu gehören, einige grosse Hornzapfen dagegen zum alten grossen Primigenius-Rind oder zu Kreuzungen von primigenen mit brachyceren Rindern.

Damit ist die Aufgabe der nachfolgenden Studie bereits umrissen und skizziert. Es fallen somit in Betracht eine kleine und zwei grössere Rinderrassen, nämlich:

1. Das kleine Torfrind = Kurzhornrind = *Bos taurus brachyceros* Rüttimeyer.
2. Das grössere Kurzkopfrind = Römerrind = *Bos taurus brachycephalus* Wilkens.
3. Das grosse primigene Hausrind = *Bos taurus primigenius* Rüttimeyer.

Das Torfrind ist unbestritten; aber Kurzkopfrind oder zahmer Primigenius, das sollen die nachfolgenden Ausführungen zu klären suchen.

Zuerst wollen wir entscheiden, ob in den Mandibeln aus der Enge Anzeichen für die Anwesenheit des grossen primigenen Hausrindes vorliegen. Hiezu wählen wir die Ergebnisse von einer Fundstelle, in der das Torfrind, das grosse Hausrind und sogar der Urnachgewiesen wurden. Es ist dies E g o l z w i l 2, am Wauwilersee, Kt. Luzern, untersucht von HESCHELER und RÜEGER 1942, p. 450. Leider ist von der Enge die Länge der Mandibel nur an einem einzigen Stück messbar (Küchenabfälle!). Als Ersatz wählen wir die Länge der Backzahnreihe, in der Voraussetzung, dass diese auch die Grösse des Tieres einigermaßen widerspiegle und benutzen zum Vergleich eine Fünferreihe der obgenannten Forscher:

	mm:						
	126-	131-	136-	141-	146-	159-	177
Zahl der Fälle:	130	135	140	145	150	165	
Egolzwil 2	4	6	11	6	4	3	1
Enge-Halbinsel	2	6	3	2	—	—	—
	Torfrind				?	Ur	

Folgerung: Diese Darstellung weist das Vieh von der Enge zu der kleinen Rasse.

Um aus den Mandibeln der Enge-Rinder sich ein genaueres Urteil über Geschlecht und Rasse bilden zu können, müssen wir uns dahin wenden, wo sowohl das keltische Torfrind wie auch das römische Kurzkopfrind festgestellt wurden. Es ist der Boden von Genf, der diese wertvollen Funde lieferte. REVILLIOD [1926] zeigte, wie dort die beiden Rassen getrennt in prähistorisch gut unterscheidbaren Schichten liegen, nämlich die einheitliche keltische in den roten und die römische in den darüber liegenden gelben Sanden, allerdings hier gemeinsam mit dem kleinen Rind. Die bessern Stücke daraus erhielt ich in verdankenswerter Weise von Herrn Direktor REVILLIOD zum Studium.

Der Unterschied zwischen den zierlichen Mandibeln der keltischen Rasse gegenüber den wuchtigen Kiefern der römischen Rasse ist in die Augen springend. Eine ähnliche schwere Mandibel ist auch Nr. 1 von der Enge; ich wies sie anfänglich als die grösste dem „primigenen Hausrind“ zu. Ein genauer Vergleich zeigte die grosse Uebereinstimmung mit dem Kiefer aus Genf trotz der schlechteren Erhaltung. Damit ist, wenigstens nach den Kiefern zu schliessen, die Existenz des primigenen Hausrindes auf der Engehalbinsel höchst unwahrscheinlich geworden.

Vor den speziellen Massangaben mögen die zu vergleichenden Mandibeln ihrem Aussehen nach kurz beschrieben werden:

- a) Genf I [1926 a, p. 74]. Linke Mandibel. Altersklasse III c, ♂.  
Alle Zähne vorhanden mit Ausnahme der Incisiven. Länge des U.K. 380 mm.
- b) Genf II. Rechte Md. Aufsteigender Ast und Incisivteil abgebrochen. Altersklasse III c. Von den P nur die Alveolen.
- c) Enge Nr. 1. Linke Md. Aufsteigender Ast und Incisivteil abgebrochen. Kinnloch erhalten, wie auch P<sub>2</sub>, P<sub>1</sub> und M<sub>3</sub>. Altersklasse III c, ♂.
- d) Rezenter Simmentaler Stier. Sammlung Berner Naturhist. Museum. Basilarlänge des Schädels 466 mm. Länge des Unterkiefers 397 mm. Altersklasse III a.

e)–g) Genf. Um den Gegensatz zu zeigen, lassen wir auch noch die 3 Md. aus den roten Sanden der Latènezeit von Genf folgen.

Bos Mandibeln	a) Genf I röm. rue Cal- vin ♂	b) Genf II röm. rue Cal- vin	c) Enge I röm. ♂	d) Sim- mental rezen- ter Stier	e) Genf kelt. rue Cal- vin	f) Genf kelt.	g) Genf kelt.
Länge der Mandibel .	380	—	—	397	327	—	—
Länge der Backzahn- reihe . . . . .	145	141	144	155	134	128	122
Länge der Molarreihe	92	91	94	97	86	81	80
Länge des Prämol- arreihe . . . . .	52	54	52	58	48	47	43
Länge des zahnlosen- Teils . . . . .	112	—	—	124	81	—	—
Hinterrand Kinnloch bis P <sub>3</sub> vorn . . . .	69	—	62	77	61	60	—
Kleinste Höhe des Diastemas . . . . .	35	—	38	31	23	29	—
Breite der Lade unter M <sub>1</sub> . . . . .	68	58	64	64	40	51	43
Breite der Lade unter M <sub>3</sub> . . . . .	71	65	77	75	55	66	53
Breite des aufsteigen- den Astes . . . . .	107	—	—	102	90	—	—
Dicke der Lade bei der kleinsten Höhe des Diastemas . . .	17	—	20	20	16	18	—
Dicke der Lade unter M <sub>1</sub> . . . . .	27	26	29	29	27	27	26
Dicke der Lade unter M <sub>3</sub> . . . . .	28	29	30	28	27	27	27
Altersklasse . . . . .	IIIc	IIIc	IIIc	IIIa	IIIa	IIIb	IIIc
Rasse . . . . .	Brachycephalus			Frontosus	Brachyceros		



F o l g e r u n g : Die grösste Mandibel von der Enge gehört sehr wahrscheinlich zu einem Brachycephalus-Stier. Der rezente Simmentaler-Stier übertrifft in den Längenmassen die Kiefer des Kurzkopfrindes.

Sämtliche Mandibeln der Alttiere von der Enge mögen hinsichtlich der Backzahnreihe und der Höhe der Lade summarisch noch mit den Rindern der Stationen Genf, Basel und St. Aubin verglichen werden. Aus den roten Sanden von Genf stammen die Md., welche REVILLIOD [1926a, p. 66] dem kleinen keltischen Torfrind zuschrieb, während DOTRENS [1947a] die gleiche Rasse, aber etwas grösser, im altneolithischen Pfahlbau St. Aubin feststellte. STEHLIN und REVILLIOD wiesen das Torfrind auch aus der keltischen Ansiedlung bei der Gasfabrik Basel nach <sup>1</sup>.

	Enge kelt.-röm.	Genf kelt.	Basel kelt.	St. Aubin néolith.
I. Länge d. Backzahnreihe	13 Ex.	5 Ex.	4 Ex.	17 Ex.
Minimum	130 mm	121	126	130
Durchschnitt	134,8	126	128,5	139,9
Maximum	144	134	132	147
II. Länge der Molarreihe	14 Ex.	5 Ex.	4 Ex.	23 Ex.
Minimum	82	76	81	82
Durchschnitt	86,2	80,5	82	89,4
Maximum	94	87	83	95
III. Länge der Prämolareihe	19 Ex.	5 Ex.	4 Ex.	27 Ex.
Minimum	42	43,5	43	47
Durchschnitt	48,5	45	45	52
Maximum	52	48	49	58
IV. Höhe der Lade unter M <sub>3</sub>	17 Ex.	4 Ex.	4 Ex.	? Ex.
Minimum	58	52	56	54
Durchschnitt	63,6	57	57,6	—
Maximum	77	66	58,5	66
V. Höhe der Lade unter M <sub>1</sub>	19 Ex.	3 Ex.	4 Ex.	28 Ex.
Minimum	44	40	46,5	41,5
Durchschnitt	51	44,6	49	47,5
Maximum	62	51	53	54
VI. Kleinste Höhe des zahnlosen Teils der Lade	10 Ex.	2 Ex.	4 Ex.	? Ex.
Minimum	25	23	24	22,9
Durchschnitt	28,6	26	25,6	—
Maximum	38	29	29	28

Der Vergleich zeigt folgendes: Das Rind von der Engehalbinsel nimmt hinsichtlich der Länge der Backzahnreihe eine

<sup>1</sup> Herrn Dr. Schaub, Naturhist. Museum in Basel, danke ich für die Ausleihe von Mandibeln und Metapodien.

Mittelstellung ein zwischen den beiden Torfrinderschlägen von Genf-Basel einerseits und St. Aubin andererseits. Diese Masse erlauben uns nicht, zu entscheiden, ob ein Unterkiefer der Brachyceros- oder Brachycephalus-Rasse angehöre. Dagegen könnten die Höhen an den Kinnlädern in einigen Fällen ein brauchbares Kriterium abgeben. Wenn z.B. die Höhe unter  $M_3$  mehr als 66 mm ausmacht, oder die unter  $M_1$  mehr als 54 mm beträgt, so dürfte ein Brachycephalus-Rind vorliegen. Und wenn dazu der zahnlose Teil an der niedrigsten Stelle mehr als 29 mm hoch ist, so verliert der vordere Teil der Lade die hirschartige Schlankheit des Torfrindes; er erscheint auf den ersten Blick plumper. Gerade die Massigkeit der Kinnlade wird von allen Autoren, welche sich mit dem von den Römern nach Helvetien importierten Brachycephalus-Rind abgeben [Krämer, p. 14], als Charaktermerkmal hervorgehoben.

Bei dieser Beobachtungsweise liessen sich unter den 44 Mandibeln von Alttieren aus der Enge 12 Stück als zur Kurzkopfrasse gehörend ausscheiden, nämlich 5 linke und 7 rechte. Bei allen tritt die Ansatzstelle des Kaumuskels stark hervor, ähnlich wie bei den früher beschriebenen Stieren (p. 5). Sehr wahrscheinlich handelt es sich um 12 ältere Stiere der Brachycephalus-Rasse.

Unter den Mandibeln subadulter Tiere von der Enge fallen Nr. 9 und 25 durch Grösse und Plumpheit auf. In der Länge der Milchzahnreihe erreichen sie die von Pfahlbaurindern nicht ganz, übertreffen sie dagegen auch in der Höhe der Lade. Nr. 9 ist sozusagen kongruent mit einem Unterkiefer vom Moosseedorfsee (Nr. 92), den UHLMANN der Primigenius-Rasse zuweist. Alle 3 Mandibeln sind jedoch in allen Dimensionen kleiner als der Unterkiefer eines gleichaltrigen, rezenten Eringerstiers aus dem Museum Genf. Die 2 Kiefer von der Enge stammen vielleicht von jungen Brachycephalus-Stieren.

Die angeführten 3 kritischen Zahlen 29, 54 und 66 dienen zur Bestimmung der brachycephalen männlichen Tiere. In den restlichen 32 Fragmenten erwarten wir die weiblichen Vertreter dieser Rasse wie auch die Ueberreste des keltischen Torfrindes. Woran könnten wir dieses letztere erkennen? Nicht immer, aber doch in einigen Fällen, mag die Länge der Backzahnreihe helfen. Freilich

überschneiden sich in der Zusammenstellung Seite 6 ihre Masszahlen. Immerhin darf man annehmen, dass bei einer geringen Höhe der Lade und einer kurzen Zahnreihe ein keltisches Torfrind vorliege. Dies ist auch der Grund, weshalb die Mandibel aus Genf mit den Zahlen in Kolonne *f*) (Seite 5), auch ohne Kenntnis der Herkunft, dem gallischen Torfrind zuzuschreiben wäre. Aber der Erhaltungszustand des Materials von der Enge ist so schlecht, dass es mir unmöglich ist, die gewünschte Trennung des Restes nach Geschlecht und Rasse durchzuführen. Selbst an den zahlreichen und gut erhaltenen Mandibeln von St. Aubin musste DOTRENS [1947 *a*, p. 466] von der Bestimmung des Geschlechtes absehen, und das bei einer einheitlichen Rasse.

Folgerung: Unter den gesammelten Mandibeln von der Enge scheinen die des Kurzkopfrindes zu dominieren. Das Primi-genius-Rind ist fraglich.

Als ein wichtiges Merkmal der *Brachycephalus*-Rasse betrachtet WILCKENS [1878, p. 169] die Kürze der Backzahnreihe im Unterkiefer. Er vergleicht dieses Mass mit dem, was DUERST (vgl. Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern p. 336) die „Breite des aufsteigenden Astes“ nennt, nämlich die Distanz vom Hinterrand des  $M_3$  bis zum hiervon am weitesten abgelegenen Punkte des aufsteigenden Astes. Im Grunde ist dieses Mass nichts anderes als eine Art Fortsetzung der Kinn-ladenhöhe in der Richtung gegen den Winkel. DUERST misst der Flächenausdehnung des Winkels eine gewisse Bedeutung bei, da sie massgebend sei für die Massetermuskulatur. In Fig. 8 und 9 erläutert WILCKENS diese Verhältnisse und projiziert die in Frage kommenden Strecken auf die Horizontale; leider fehlen die absoluten Masse. Die „Breite des aufsteigenden Astes“ nennt er den „hintern zahnfreien Teil“; dieser verhalte sich bei der *Brachycephalus*-Rasse zur Länge der Backzahnreihe wie 100 : 119. Bei der *Brachyceros*-, *Frontosus*- und *Primi-genius*-Rasse sei dieser Index auffallend grösser. Das Original zu Fig. 8 aus dem Laibacher-Moor scheint hinsichtlich der Kürze der Backzahnreihe ein Vorläufer aus dem Neolithicum zu sein. Ich betrachte die von REVILLIOD beschriebene Mandibel aus Genf als Normalform des römischen Kurzkopfrindes und ver-



gleiche sie nebst andern mit Nr. 15 aus der Enge, dem einzigen Unterkiefer, dessen Breite am aufsteigenden Ast messbar ist.

Mandibeln alter Tiere	1 <i>Genf</i> römisch Revill. Genava p. 115, f. 2 Römer- rind	2 <i>Enge</i> kelt.- römisch Nr. 15 Römer- rind	3 <i>Genf</i> gallisch Revill. Genava f. 2A Torf- rind	4 <i>Berner</i> Museum Simmen- thaler Stier rezent	5 <i>Basel</i> keltisch Gasfabr. Nr 1215. Grube 71 Torf- rind	6 <i>Basel</i> kelt. Gasfabr. Nr. 1157 Grube 68 Torf- rind	7 <i>Moossee</i> neolith. Uhl- mann Sm. 88 Primig. Haus- rind <sup>1</sup>
A. Breite des auf- steig. Astes . .	109	105	92	99	113	126	132
B. Länge der Backzahnreihe	145	136	134	155	133	129	146
C. Index B: A mal 100 .	133	129.5	145.6	156,5	117,6	102,3	110,6

<sup>1</sup> Brachyceros-Stier wahrscheinlich

Resultat: Der Index von WILCKENS stimmt für die Rassen in Kolonne 1—4, dagegen passen die Rassen in Kolonne 5—7 gar nicht in das Schema hinein.

### III. HORNZAPFEN

In der Auswahl der 16 grössten Stücke figurieren Nr. 1 und 2 mit ansehnlichen Fragmenten des Stirnbeins. Der grösste Durchmesser der Zapfenbasis schwankt zwischen 54 und 75 mm, der kleinste Durchmesser zwischen 39 und 60. Als obere Grenze des grossen Durchmessers gibt DOTRENS (1947a, p. 468) für St. Aubin 66,5 mm an. Von den Zapfen aus der Enge erreicht die Hälfte dieses Mass nicht. Als Maximum des kleinen Durchmessers notiert DOTRENS 60 mm, was von den Enge-Zapfen nur für einen einzigen gelten kann. Die Querschnitte der Horn-Basen sind bei den Stücken von St. Aubin offenbar mehr rundlich-kreisförmig, wogegen die von der Enge mehr flach gedrückt-elliptisch erscheinen, was auch der Index zwischen den beiden Durchmessern zahlenmässig illustriert. Furchung ist häufig, oft kräftig. Bei Nr. 1 ist der Zapfen ganz; seine Aussenkurve beträgt

257 mm, während REVILLIOD für den Brachycephalus-Stier von Genf 298 mm angibt. Vergleichstabelle:

<i>Hornzapfen</i>	<i>Enge</i> Nr. 1	<i>Enge</i> Nr. 15	<i>Genf</i> Revil- liod 1926 p. 74 Römer- rind	<i>Vindonissa</i> Krämer 1899, p. 247 Primig. rind	<i>Genf</i> Revil- liod 1926, p. 66 Torfrind	<i>St. Aubin</i> Dottrens 1947, p. 462 Torfrind	<i>Val Chiana</i> La Baume 1947, p. 300 Ur-Kuh
Umfang an der Basis . . . . .	213	207	225	220	153	122-203	250-275
Grösster Durchmesser . . . . .	75	75	75	80	52	44-66,5	85-102
Kleinster Durchmesser . . . . .	53	59	67	56	45	34-60	63-77

F o l g e r u n g : Die Hornzapfen von der Enge weisen in der Größenordnung auf das kleinere Torfrind und auf das grössere Römerind, aber nicht auf einen zahmen oder den wilden Primigenius. Das primigene Hausrind von Vindonissa scheint ein Brachycephalus-Stier zu sein. Nicht nur die Zahlen, sondern auch die Abbildung von KRÄMER (t. 10, f. 10) zeigen nichts Unterscheidendes gegenüber dem Material von Bern und Genf. Nr. 4 bei KUHN [1932, p. 688] ist etwas kleiner als die obenerwähnte Nr. 1.

#### IV. METACARPEN (Mittelhandknochen = Mc.)

Es liegen 56 Stücke vor, worunter 31 linksseitig und 25 rechtsseitig. Leider sind nur ihrer 6 vollständig. 22 Nummern sind Proximalenden und daher unbestimmten Alters, 28 Fragmente sind Distalenden, darunter nur ein einziger Knochen (Nr. 30), dessen Naht noch sichtbar ist; die übrigen 27 gehörten somit adulten Tieren an (mehr als 2—2½ jählig).

##### a) GANZE METACARPEN

Zunächst geben wir eine tabellarische Uebersicht über 4 Hauptmasse an den ganzen Stücken:

Metacarpus Nr.	1	2	3	4	5	6
Grösste Länge . . . . .	196	202	208	189	181	201
Grösste Breite, proximal . .	53	59	66	59	50	60
Grösste Breite, distal. . . .	54	61	70	61	54	63
Breite in der Mitte . . . . .	31	34	37	33,5	27	34

Durch Beiziehung der Mc. von 12 rezenten Kühen und 2 rezenten jungen Stieren konnte DOTTRENS [1947a, p. 493] am Material von St. Aubin Geschlechtsunterschiede feststellen. Wir vergleichen unsere Resultate mit den seinigen:

Metacarpen		Grösste Länge A mm	Breite proxim. B mm	Breite d. Diaphyse C mm	Index B : A %	Index C : A %
Enge, 6 Stück	Minimum	181	50	27	27,6	14,8
	Durchschnitt	196,1	57,6	32,8	29,3	16,6
	Maximum	208	66	37	31,7	17,7
St. Aubin, 14 Stück	Minimum	180	50	24	26,5	12,9
	Durchschnitt	190	53,9	29,2	28,3	15,8
	Maximum	197	58	34,5	30,5	18,2
Rezente Kühe, 12 Stück	Minimum	212	71	36	29,9	15,7
	Durchschnitt	235	76	40,1	32,5	17,1
	Maximum	251,5	79	43	34,3	19,7
2 rezente junge Stiere		237	88,5	52,5	37,3	22,2
		242	91	49	37,6	21

Folgerung: In Bezug auf die Länge und die 2 Breitenmasse übertreffen die Mc. der Engerinder die des Torfrindes von St. Aubin. DOTTRENS [1947a, p. 494] konnte zeigen, dass bei den rezenten grossen Rinderrassen schon die Breiten-Indices genügen, um das Geschlecht zu bestimmen. Dagegen sei bei der kleinen Rasse von St. Aubin der Geschlechtsdimorphismus am Mc. weniger gross, und die Zahlen allein genügten nicht. Aber seine graphische Darstellung (Fig. 6) macht die Anwesenheit von 2 Stieren wahr-



scheinlich. Unter den 6 Mc. von der Enge übersteigt Nr. 3 mit den Maximalwerten 208 und 66 und 37 mm alle Höchstwerte von St. Aubin und dürfte einer Kuh der Brachycephalus-Rasse zugeschrieben werden; denn die beiden Indices betragen 31,7 und 17,7%.

b) MC.-PROXIMALENDEN = OBERE KNOCHENENDEN

Wir reihen in die Untersuchung der Proximalenden auch die 6 ganzen Mc. ein, was eine Serie von 28 Nummern ergibt. Ein Stück mit 51 mm grösster oberer Breite besitzt die ganze Diaphyse; die untere Epiphyse ist abgefallen, woraus wir den Schluss ziehen, dass wohl nicht alle 28 Knochen von adulten Tieren stammen. Nach der grössten proximalen Breite bilden wir 5-er Reihen und vergleichen mit Egolzwil 2 und St. Aubin:

Proximale Breite in mm	46- 50	51- 55	56- 60	61- 65	66- 70	71- 75	76- 80	81- 85	86- 90	91- 95
Enge, 28 Stück . . . . .	5	7	6	1	6	2	1	—	—	—
Egolzwil, 78 Stück . . . . .	6	19	12	6	14	7	3	8	3	—
St. Aubin, 53 Stück . . . . .	5	38	9	1	0	—	—	—	—	—
	A				B			C		
Rezente Tiere, 15 Stück . . .	—	—	—	—	1	5	7	0	1	1

Die Gruppierung von St. Aubin ist, entsprechend der einheitlichen Rasse, homogen, während Enge und Egolzwil — bei letzterer Stelle vom Ur abgesehen — eine Zweiteilung erkennen lassen. Was ist die Ursache dieser Teilung? Die Forscher von Zürich erblicken in der 2. Gruppe die Vertreter des grossen primigenen Hausrindes, während man, gestützt auf die Forschungsergebnisse von DOTRENS [1947 b, p. 360] Knochen von Stieren des Torfrindes und von Kühen des wilden Urs vermuten kann; denn neuere Studien über den wilden Primigenius weisen nachdrücklich auf die bedeutend kleinere Körpergestalt der Kühe gegenüber den Stieren dieses Wildrindes hin [LA BAUME 1947].

Unter den 19 Mc.-Proximalenden der 1. Abteilung aus der Enge stecken sehr wahrscheinlich Reste des Torfrindes. REVILLIOD [1926 a, p. 66] misst am Brachyceros-Rind aus den

Sables rouges von Genf 45—55 mm proximale Breite. Nehmen wir auch 55 mm als obern Grenzwert für die Enge-Rinder an, so würden die ersten 12 Mc. dieser Rasse angehören. Sicher sind diese schwächtigen Knochen nicht nur Dokumente junger, sondern auch erwachsener Tiere.

Wie deuten wir die 9 Mc.-Knochen der 2. Abteilung ? REVILLIOD [1926 a] führt für Mc. der römischen Rasse keine Zahlen an. Dagegen gibt KRÄMER [1899, p. 528] aus Vindonissa eine proximale Breite von 72 mm. Nach DOTTRENS [1947 a, p. 496] ist das Mittel für 12 rezente Kühe 76 mm, sodass die Primigenius-Rasse für die Enge kaum in Betracht fallen kann. Desgleichen das Torfrind nicht, das in St. Aubin für die proximale Breite von 53 Stücken folgende Werte zeigt:

Minimum	47 mm
Durchschnitt	53,6 mm
Maximum	63 mm

Auch die 4 Exemplare von Basel ergeben den nämlichen Durchschnitt. Dagegen lieferte die Enge folgende Masse für die 9 Stücke:

Minimum	66 mm
Durchschnitt	70,4 mm
Maximum	78 mm

Folgerung: Wir erblicken in diesen 5 linksseitigen und 4 rechtsseitigen Proximalenden des Mc die Reste von älteren Stieren der römischen Brachycephalus-Rasse.

### c) MC.-DISTALENDEN = UNTERE KNOCHENENDEN

Vorhanden sind 28 Distalenden; darunter nur ein einziges Stück, dessen Naht noch nicht ganz verwachsen ist. Die übrigen 27 Knochen gehören somit Tieren an, deren Alter 2—2½ Jahre übersteigt. Mit Einschluss der 6 ganzen Mc. ordnen wir die distalen Breitenmasse zu einer Fünferreihe und vergleichen mit Egozwil 2 [HESCHELER & RÜEGER, p. 455]:

Anzahl	mm	46-50	51-55	56-60	61-65	66-70	71-75	76-80	81-85
Enge		1	8	7	10	2	4	1	1
Egozwil		6	18	13	8	9	2	9	8
		A				B		C	

HESCHELER und RÜEGER rechnen Gruppe A zum Torfrind, Gruppe B zum grossen Hausrind oder kleinen Ur und Gruppe C zum Ur. Im Material von der Enge sind die 2 Breiten 67 und 68 mm nicht vertreten, sodass bei einer Zweierreihe der Einschnitt noch deutlicher würde. Nr. 13 weist die grösste Breite auf, nämlich 83 mm, und würde in Rücksicht auf nur dieses einzige Mass zu Gruppe C, nämlich zum Ur, gehören. Jedoch ist an diesem Stück so viel von der Diaphyse vorhanden, dass man mit Sicherheit deren Breite und den hiezugehörigen Durchmesser bestimmen kann, nämlich 39,5 und 26 mm; das genügt, um vom Ur abzusehen. Denn ein Mc. vom Ur aus der Sammlung UHLMANN (Moossee Nr. 32) ist an der Gelenkrolle 76 mm, in der Mitte des Schaftes 47 mm breit und dort 32 mm dick, was auch mit den Angaben von HESCHELER und RÜEGER [1942, Tabelle IX, p. 482] übereinstimmt.

Aehnlich wie bei den Proximalenden vermuten wir im untern Teil der Gruppe A das gallische Torfrind. Wo soll nach oben die Grenze gezogen werden?

REVILLIOD [1926a, p. 66] notiert für das gallische Rind aus den Sables rouges von Genf im Maximum eine distale Breite von 53 mm (4 Stück), während DOTRENS [1947a, p. 499] aus dem einheitlichen Material von St. Aubin für 3 Bullen eine mittlere distale Breite von 60,7 mm ermittelt. Nehmen wir für die Enge 60 mm als Grenzfall an, so erhalten wir folgende vergleichende Zusammenstellung:

Distale Breite:	Enge, 16 St.	St. Aubin, 57 St.	Basel, 4 St.
Minimum	48 mm	49 mm	47 mm
Durchschnitt	55,7	54,9	54,5
Maximum	60	64	64

Folgerung: Hinsichtlich der distalen Breite dürften aus der Serie der 34 adulten Mc. von der Enge 16 Stück zum keltischen Torfrind gezählt werden.

Und was steckt schliesslich unter den 8 Mc. der Gruppen B und C? Ihre distale Breite schwankt zwischen 66 und 83 mm und beträgt im Mittel 72,9 mm. Folgende Möglichkeiten fallen hinsichtlich der Rasse in Betracht:



a) das *Brachycephalus*-Rind. Leider finde ich nur ein einziges diesbezügliches Mass: KRÄMER [1899, p. 528] misst am schon erwähnten Mc. von Vindonissa eine distale Breite von 66 mm, somit um 6 mm geringer als die proximale Breite, was auffällt, weil in der Regel bei prähistorischen Hausrindern die obere Breite kleiner ist als die untere <sup>1</sup>;

b) das grosse Hausrind oder der „kleine Ur“, was HESCHELER und RÜEGER [1942, p. 455] in der Gruppe B mit den Grenzwerten 66 und 75 mm zusammenfassen;

c) die Kuh des wilden Auerochsen („kleiner Ur“). Nach DOTRENS [1947 b, p. 363] ist die distale Breite eines Mc. aus dem Pfahlbau Auvornier 74 mm (= Grössenordnung der rezenten Kuh);

d) für die grossen Rinderknochen der römischen Siedlung von Alpnach schwankt KUHN [1932, p. 25] zwischen *Bos taurus primigenius* (= grosses Hausrind) oder *Bos taurus brachycephalus*.

Eine bunte Musterkarte tritt uns entgegen, ein unentwirrbarer Knäuel, wenn man noch an die Existenz von Mischrindern denkt! Es kann sich bei einem Entscheid nur um Wahrscheinlichkeiten handeln. Immerhin scheinen Spuren des wilden Urs auf der Engehalbinsel und ihrer Umgebung aus der keltisch-römischen Zeit zu fehlen. Auch wird die Existenz des primigenen Hausrindes problematisch, wenn man dem Geschlechtsdimorphismus nach dem Vorgang von DOTRENS grössere Bedeutung zuerkennt. Deshalb möchte ich die acht in Frage stehenden distalen Metacarpen älteren Stieren der *Brachycephalus*-Rasse zuweisen, ähnlich wie die neun Proximalenden. Diesmal sind es 6 linke und 2 rechte.

Möglicherweise würden die 10 Nummern zwischen 61 und 65 mm Kühen angehören, was uns auf die nachfolgende Gegenüberstellung führen würde:

Distale Breiten von:	10 Kühen	8 Stieren
Minimum	61 mm	66 mm
Durchschnitt	62,4	72,9
Maximum	65	83

<sup>1</sup> HESCHELER und RÜEGER (1942, Tab. IX, p. 482) melden ein gegenteiliges Verhältnis vom Ur; desgleichen DOTRENS (1947 a) vom rezenten Hausrind.

## V. METATARSEN (MITTELFUSSKNOCHEN) = Mt.

## a) Ganze Metatarsen

Von den 7 vollständigen Stücken geben wir die Hauptmasse:

Metatarsus Nr.	1	2	3	4	5	6	7
Grösste Länge . . . .	220	227	206	233	210	207	208
Grösste Breite proximal	49	52	44	49	45	44	44
Grösste Breite distal . .	56	53	47	56	48	50	48
Breite in der Mitte . .	30	28	25	32	26	25	26
Durchmesser in der Mitte . . . . .	31	28	25	30	24	26	24
	dext.	sin.	s.	d.	s.	s.	s.

Die distalen Epiphysen sind vollständig verwachsen (adulte Tiere).

Trotzdem die Zahl der ganzen Knochen immer eine beschränkte ist, vergleichen wir doch die grösste Länge der Mt. aus der Enge mit den nachfolgenden 4 Stationen, von denen Genf und St. Aubin einen einheitlichen Rinderschlag mit geringer Variationsbreite aufweisen.

Metatarsalia	Enge kelt.-röm. Messung Ed. Gerber 7 Ex.	Genf römisch Revilliod p. 74 3 Ex.	Basel La Tene Messung Ed. Gerber 3 Ex.	St. Aubin neolitisch Dottrens p. 530 5 Ex.	Egolzwil neolitisch Hesch. u. R. t. XIII 8 Ex.
Grösste Länge					
Minimum . .	206	204	194	212	197
Durchschnitt.	215,8*	210	206,6	215	215,3
Maximum . .	233	216	216	222	227

\* Werden die von Kuhn (p. 698) gemessenen 3 Exemplare mit einbezogen, so beträgt die durchschnittliche Länge der 10 Mt: 214,7 mm.

F o l g e r u n g e n : Die Metatarsen aus der Enge übertreffen in ihrer Länge die von Genf und Basel und sind durchschnittlich gleich denen von St. Aubin und Egolzwil. Die grosse Variationsbreite in der ersten und letzten Station scheint ein Fingerzeig zu sein für die heterogene Zusammensetzung hinsichtlich Rasse und Geschlecht.

## b) Proximalenden (= obere Enden)

Unter den 30 Proximalenden des Mt. befinden sich 4 Nummern, denen nur die distalen Epiphysen fehlen. Nachstehend die Breitenmasse dieser Knochen:

Subadulte Tiere	Nr.	6	7	49	66
Grösste Breite, prox.		44	43	44	41
Breite, Mitte Diaph.		23	22	24	23
Breite, Diaph. distal		43	45	51	44

Unter den ganzen Mt. fanden wir 3 Nummern (3, 8, 67), deren proximale Breite auch 44 mm beträgt, aber mit vollständig verwachsenen distalen Epiphysen. 44 mm scheint ein Grenzfall zu sein; für statistische Vergleiche adultere Tiere (über 2—2½ Jahre alt) nehmen wir diese Zahl als untere Grenze an. So scheiden 10 Exemplare subadulte Proximalenden aus. Mit Einschluss der vollständigen Mt. lässt sich folgende Reihe sämtlicher proximaler Enden bilden und mit Egolzwil [1942, p. 459] vergleichen:

Grösste Breite	35	41	46	51	56	61	66	71
	— 40	— 45	— 50	— 55	— 60	— 65	— 70	— 75
Enge, Ex.	2	18	8	6	3	—	—	—
Egolzwil	3	16	12	7	6	1	6	1
	A				B	C		

Nach HESCHELER und RÜEGER umfasst Gruppe A das Torfrind, B das grosse primigene Hausrind oder den „kleinen Ur“, C den Ur. Hinsichtlich der grössten Breite der Proximalenden überragen somit 3 Stücke (Nr. 41, 64, 65) die Masse des „Torfrindes“. Wir vermuten darin die Reste alter *Brachycephalus*-Stiere. Durch die vierkantigen, dicken Schäfte (Diaphysen) fallen sie sofort auf. Deren Mitte lässt sich ungefähr feststellen und ist durchschnittlich 35 mm breit und 36 mm dick.

Unter den sämtlichen 34 proximalen Breiten (Abteilung A aus der Enge) vermuten wir teils keltische Torfrinder, teils römische Kurzkopfrinder. Die Annahme, dass das, was über das Maximum des Torfrindes von St. Aubin hinausragt, allein zum Römerrind gehöre, dürfte wohl zutreffen.



Metatarsalia Grösste prox. Breite	Enge alle 34 Ex.	Enge 24 ad. Ex.	St. Aubin 49 Ex. Torfrind	Basel 3 Ex. Torfrind	Genf 3 Ex. Römerfrind
	mm				
Minimum . .	39	44	36	45	48
Durchschnitt.	46,1	48	42,7	45,3	49,3
Maximum . .	55	55	52	46	51

In der Gruppe A aus der Enge stecken nur die Nummer 38, 40 und 43, welche den Grenzfall von 52 mm Breite überschreiten.

F o l g e r u n g : Es heben sich somit unter den 37 proximalen Breiten 6 Stück durch ihre Grösse ab; sie rechtfertigen die Zugehörigkeit zur Brachycephalus-Rasse. In der Gruppe A überschneiden sich die Masszahlen der kleinern und grössern Rasse.

### c) Distalenden des Mt. (= untere Enden)

Die 32 Distalenden stammen alle von adulten Tieren; denn die Epiphysen sind überall vollständig verwachsen. Wie bei den Mc., so vergleichen wir ihre Breiten, mit Einschluss der ganzen Mt., in einer Fünferreihe geordnet, mit den Ergebnissen von Egolzwil.

	mm:							
	41 — 45	46 — 50	51 — 55	56 — 60	61 — 65	66 — 70	71 — 75	76 — 80
Enge . . . . .	2	10	8	13	1	3	2	—
Egolzwil . . .	4	38	25	5	8	3	7	3
	A			B		C		

Die 6 letzten Exemplare von der Enge heben sich durch ihre Grösse deutlich ab; als ihre Träger vermuten wir Bullen der Brachycephalus-Rasse. Der Vergleich der Durchschnittswerte und extremsten Masse mit andern Stationen ergibt folgendes Bild:

Metatarsalia Distale Breite	Enge I Alle 39 Ex. (A, B, C)	Enge II 34 Ex. (A, B)	St. Aubin 38 Ex. neolith.	Basel 3 Ex. kelt.	Genf 4 Ex. kelt.	Genf 3 Ex. röm.
Minimum . . .	45	45	46,5	45	46	54
Durchschnitt . .	55,7	53,5	50,7	45,3	48,6	56
Maximum . . .	72	62	63	46	53	58

F o l g e r u n g : Auch wenn wir die 5 grossen Distalenden der Gruppe C eliminieren, so übersteigen doch die Mittelwerte aus der Enge II die des Torfrindes aus den Niederlassungen von St. Aubin, Basel und Genf. Der Grund hiefür liegt in der Mischung des Fundmaterials aus zwei verschiedenen grossen Rassen. Interessant ist die Uebereinstimmung in der Variationsbreite von Enge II und St. Aubin.

Auch die zahlreichen Phalangen, welche aus der Enge zusammen kamen, würden eine ähnliche serienweise Betrachtung erlauben. Aus verschiedenen Gründen muss ich darauf verzichten und gelange zu folgendem Schlussresultat: Das grosse Rind auf der Engehalbinsel gehört zur Brachycephalus-Rasse; das primigene Hausrind scheint zu fehlen.

## VI. EINZELNE KNOCHEN, DIE IN IHRER GRÖSSENORDNUNG ÜBER DAS TORFRIND HERAUSRAGEN

In den Pfahlbaustationen ist ein zahmes Primigeniusrind denkbar, besonders wenn unter dem Fundmaterial Ueberreste des Urs erwiesen sind. Dagegen hat man mehr Mühe, das für die jüngeren römischen Siedlungen anzunehmen. Ganz grosse Knochenstücke möchte ich eher dem grossen Brachycephalus-Rind, besonders männlichen Tieren, zuschreiben. Eine Mittelgruppe zwischen Torfrind und Ur, wie in Egozwil 2 [1942], scheint nicht vorzuliegen. Die Abgrenzung nach unten, nämlich nach der Seite des keltischen Torfrindes, ist durch die Untersuchungen von DOTRENS an Hand des Materials von St. Aubin durchführbar.

Ich erwarte in der o b e r n Gruppe des Enge-Materials vor allem das römische Kurzkopfrind und einzelne alte Torfrind-Stiere. Sicher spielt der Geschlechtsdimorphismus eine grosse Rolle. In diesem Sinne mögen von der Enge noch die nachfolgenden Stücke erwähnt werden:

a) 2 F e r s e n b e i n e r. Nr. 1 links, Nr. 2 rechts, adulte Tiere. Nr. 1 vollständig. Dessen grösste Länge 155. Länge des Körpers 118. Länge des Tuber am obern Rande 75. Grösste Breite 56. Volle Höhe des Processus lateralis 61. Wahrscheinlich gehören die beiden zum gleichen Tier. Zu No. 1 passt recht gut ein nicht ganz vollständiger **Astragalus** mit ca. 78 äusserer Höhe. *Brachycephalus*-Rasse.

b) S c h u l t e r b l a t t links, Grabung 1931. Halsbreite 70, Länge der Gelenkgrube 58. Nach HESCHELER und RÜEGER [1942, p. 452] würde das Stück in die Mittelgruppe verwiesen (Grosses Hausrind oder kleiner Ur). *Brachycephalus*-Rasse.

c) O b e r a r m k n o c h e n, rechtes Distalende, Grabung 1936/37. Grösste untere Breite 94. Breite der Rolle 85. Stimmt in den Massen ziemlich überein, die KRÄMER [1899, p. 250] für den Humerus No. I von Vindonissa gibt (Zahmes Primigeniusrind).

DOTTRENS [1947 b, p. 363] misst aus St. Aubin IV grösste Breiten von 87—93 und weist diese Stücke nicht ohne Vorbehalt *Brachyceros*-Stieren zu.

d) R a d i u s No. 1, rechtes Proximalende von 240 Länge. Mit verwachsener Ulna. No. 2 linkes, kurzes Proximalende. Grösste Breite proximal 86. Breite der proximalen Gelenkfläche 78. Breite der Diaphyse in der Mitte circa 44.

KRÄMER [1899, p. 250] erwähnt von Vindonissa einen Radius mit 87 mm. Breite an der obern Gelenkfläche und stellt ihn zum zahmen Primigenius. Nach HESCHELER und RÜEGER [1942, p. 453] schwankt für das Torfrind die Breite der Gelenkfläche zwischen 61 und 80. DOTTRENS [1947 b, p. 363] gibt für 8 Stücke von St. Aubin und Auvernier Breiten von 76,5—82 mit Zuweisung zum Torfrind. Dieser Radius passt gut an das distale Gelenkende des Humerus No. 1. Urteil: c) und d) von m ä n n l i c h e n Torfrindern.



e) Ellen, 2 linke und 1 rechte. Höhe der Sigmoid-Grube ca. 39 mm. Von 18 adulten Tieren aus St. Aubin beträgt das Maximum nach DOTTRENS [1947a, p. 486] 32. Zuweisung: *Brachycephalus*-Rasse.

Niemand wird erwarten, dass in der Enge die Rinderschläge rein gezüchtet blieben. Die Entstehung einer Mischrasse zwischen Torfrind und Römerfrind drängt sich auf und wurde auch schon von KÜENZI [1929, p. 54] und KUHN angenommen.

### BIBLIOGRAPHIE

1947. LA BAUME. *Diluviale Schädel vom Ur (Bos primigenius Boj.) aus Toscana*. Eclog. geol. Helvetiae, Vol. 40, p. 299.
- 1947a. DOTTRENS. *La faune néolithique de la couche profonde de St. Aubin. II. Les ossements de Bos taurus brachyceros et de Bos primigenius Boj.* Rev. suisse de zool. 54.
- 1947b. — *Le Grand Bos des quatre couches néolithiques d'Auvergnier et de St. Aubin*. Eclog. geol. Helv. Vol. 40.
1926. ELLENBERGER u. BAUM. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere*, 16. Aufl. Berlin.
1942. HESCHELER u. RÜEGER. *Die Reste der Haustiere aus den neolithischen Pfahlbaudörfern Egolzwil 2 (Wauwilensee, Kt. Luzern) und Seematten-Gelfingen (Baldeggersee, Kt. Luzern)*. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich LXXXVII.
1913. KELLER. *Ueber Haustierfunde von La Tène*. Mitt. Thurgauisch. Naturf. Ges. 20. Heft.
1899. KRÄMER. *Die Haustierfunde von Vindonissa*. Rev. suisse de zool., T. 7.
1932. KUHN. *Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna der Schweiz seit dem Neolithikum*. Rev. suisse de zool., T. 39.
1929. KÜENZI. *Die keltisch-römischen Ausgrabungen auf der Engehalbinsel b. Bern. 2.—24. Sept. 1929*. Jahrb. des Bernischen Hist. Museums, IX. Jahrg., p. 54.
1930. — *Die keltisch-römischen Ausgrabungen auf der Engehalbinsel b. Bern, vom 25. Aug.—23. Sept. 1930*. Jahrb. d. Bern. Hist. Museums, X. Jahrg., p. 79.
1926. REVILLIOD. *Sur les animaux domestiques de la station de l'époque de la Tène de Genève et sur le bœuf brachycéphale de l'époque romaine*. Arch. Sc. phys. et nat. Vol. 8, p. 65—74.
- 1926b. — *Habitation gauloise de l'Oppidum de Genève: Les animaux domestiques*. Genava. Bull. du Musée d'Art et d'Histoire de Genève. IV.

1935. TRAININAS. *Beiträge zur Kenntnis der Haustiere der römisch-keltischen Ansiedlung auf der Engehalbinsel bei Bern*. Diss. Zootechn. Institut Universität Bern.
1922. TSCHUMI. *Vom ältesten Bern. Die historische Topographie der Engehalbinsel bei Bern*. Separatabdruck aus „Der Kleine Bund“.
1878. WILCKENS. *Rinderreste aus den Pfahlbauten des Laibacher Moores*. Mitt. d. Anthropol. Ges. in Wien. Bd. 7, p. 165—175.
-

AUS DEM ZOOLOGISCH-VERGL. ANATOMISCHEN INSTITUT  
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

AUSGEFÜHRT UND HERAUSGEGEBEN MIT UNTERSTÜTZUNG  
DER GEORGES UND ANTOINE CLARAZ-SCHENKUNG.

# Systematik, Verbreitung und Oekologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz

von

**Hans BURLA**

Mit 46 Textabbildungen und 17 Tabellen.

## INHALT

### I. TEIL

#### EINLEITUNG, FANGMETHODEN, ARTINVENTAR

	Seite
1. Einleitung . . . . .	26
2. Sammelmethoden . . . . .	28
3. Die <i>Drosophila</i> -Fauna der Schweiz . . . . .	31
a) Nachgewiesene Arten . . . . .	31
b) Charakterisierung des schweizerischen Anteils an Species des kosmopolitischen Genus <i>Drosophila</i> . . . . .	36
c) Relative Häufigkeit der einzelnen Arten . . . . .	43

### II. TEIL

#### BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL UND ARTBESCHREIBUNGEN

1. Zur Genus-Unterteilung . . . . .	45
2. Berücksichtigte Arten . . . . .	47
3. Zuchtmethoden . . . . .	47
a) Standardmethode . . . . .	48
b) Futterschaukel-Methode . . . . .	48
c) Substratwahl-Methode . . . . .	50

	Seite
4. Methoden der morphologischen Untersuchung . . . . .	50
5. Methode der Artbeschreibung . . . . .	51
6. Zur Variation morphologischer Merkmale . . . . .	53
a) Individuelle Variation . . . . .	54
b) Unterschiede zwischen geographisch getrennten Populationen (Gruppenvariation) . . . . .	55
c) Kryptische Arten . . . . .	56
7. Die in den Beschreibungen berücksichtigten taxonomischen Merkmale . . . . .	57
8. Die Stellung der Gattung <i>Drosophila</i> im System der Insekten . . . . .	64
9. Das Genus <i>Drosophila</i> Fallén . . . . .	65
a) Genusdefinition . . . . .	65
b) Bestimmungsschlüssel der in der Schweiz vorkommenden <i>Drosophila</i> -Arten (einschliesslich <i>D. buzzatii</i> ). . . . .	66
c) Artbeschreibungen . . . . .	69
<i>D. nitens</i> . . . . .	70
<i>D. guyénoti</i> . . . . .	72
<i>D. busckii</i> . . . . .	75
<i>D. melanogaster</i> . . . . .	77
<i>D. simulans</i> . . . . .	81
<i>D. obscuroides</i> . . . . .	89
<i>D. tristis</i> . . . . .	91
<i>D. bifasciata</i> . . . . .	92
<i>D. ambigua</i> . . . . .	94
<i>D. subobscura</i> . . . . .	95
<i>D. alpina</i> . . . . .	96
<i>D. helvetica</i> . . . . .	98
<i>D. transversa</i> . . . . .	101
<i>D. phalerata</i> . . . . .	102
<i>D. kuntzei</i> . . . . .	104
<i>D. limbata</i> . . . . .	105
<i>D. littoralis</i> . . . . .	107
<i>D. unimaculata</i> . . . . .	109
<i>D. testacea</i> . . . . .	111
<i>D. funebris</i> . . . . .	113
<i>D. repleta</i> . . . . .	115
<i>D. hydei</i> . . . . .	116
<i>D. buzzatii</i> . . . . .	118
<i>D. immigrans</i> . . . . .	119
<i>D. histrion</i> . . . . .	121
<i>D. fenestrarum</i> . . . . .	123
<i>D. pallida</i> . . . . .	124
<i>D. nigrosparsa</i> . . . . .	125



## III. TEIL

	Seite
BEOBSACHTUNGEN ÜBER DIE OEKOLOGIE DER SCHWEIZERISCHEN <i>Drosophila</i> -ARTEN	
1. Einleitung . . . . .	128
a) Wert ökologischer Beobachtungen bei <i>Drosophila</i> . . .	128
b) Problemstellung . . . . .	130
c) Kritik der Fangmethoden . . . . .	132
2. Verteilung nach Biotopen . . . . .	133
a) Die unterschiedenen Biotope . . . . .	134
b) Relative Häufigkeit der Arten in den fünf Biotopen. .	137
c) Diskussion der Ergebnisse . . . . .	138
d) Aufschlüsse aus Einzelbeobachtungen . . . . .	138
3. Ausnahmefänge . . . . .	139
4. Dominierende Arten . . . . .	142
a) Erläuterungen zur Tab. 10, geordnet nach Biotopen. .	143
b) Bemerkungen über die Dominanzverhältnisse einiger Arten . . . . .	145
5. Anpassungsgrad an Kulturbiotope . . . . .	145
6. Kulturbiotoparten . . . . .	147
7. Höhenverbreitung . . . . .	149
a) Charakterisierung der Höhenstufen und ihrer Faunen- bestände . . . . .	151
b) Relative Häufigkeit der einzelnen Arten in Mittelland, Voralpen und Alpen . . . . .	157
c) Höchste Fangplätze . . . . .	157
d) Diskussion . . . . .	159
8. Biotopwahl und ökologische Valenz . . . . .	161
ZUSAMMENFASSUNG . . . . .	164
TABELLENANHANG. . . . .	166
LITERATURVERZEICHNIS . . . . .	171

## I. TEIL

## EINLEITUNG, FANGMETHODEN, ARTINVENTAR

## 1. EINLEITUNG.

*Drosophila* als Objekt der Evolutionsforschung gewinnt in zunehmendem Mass an Bedeutung. Grundlage populationsgenetischer Experimente und evolutionstheoretischer Überlegungen bilden systematische Untersuchungen, die STURTEVANT 1921 mit seinem Standardwerk „The North American species of *Drosophila*“ einleitete. In der Folge erschienen systematische Bearbeitungen der *Drosophila*-Fauna von Japan (KIKKAWA und PENG, 1938) und der südlichen Staaten von U.S.A. und Mexico (PATTERSON und Mitarbeiter, 1942, 1943). Die Kenntnis eines Ausschnittes des reichen brasilianischen *Drosophila*-Artbestandes vermitteln die Arbeiten von DOBZHANSKY und PAVAN (1943) und PAVAN und DA CUNHA (1947).

Für das Gebiet von Europa steht eine umfassende Bearbeitung der *Drosophila*-Fauna noch aus. DUDAs Darstellungen sind dipterologisch interessant, bieten aber keinen Anschluss an die in enger Berührung mit der experimentellen Biologie entstandenen Arbeiten der obengenannten Autoren und sind nach dem heutigen Stand der Kenntnisse revisionsbedürftig. Erste Beiträge zu einer modernen *Drosophila*-Systematik von Europa lieferten in Italien POMINI (1940) mit seiner Revision der *obscura*-Gruppe und BUZZATI-TRAVERSO als Initiant der letztgenannten Arbeit und Autor zweier Neubeschreibungen (1943). Im Gebiet der Schweiz stellte Herr W. Schmid durch Fänge an den Lägern, nordöstlich Baden (Kanton Aargau), 1944 die 9 Arten *D. obscura*, *tristis*, *phalerata*, *melanogaster*, *littoralis*, *funnebris*, *repleta*<sup>1</sup>, *busckii* und *transversa* fest (unveröffentlichte Diplomarbeit des Zoologisch-vergl. anatomischen Instituts der Universität Zürich). DUDA (1943) führt für die zwei weiteren Arten *D. unimaculata* und *D. immigrans* Fundorte in der Schweiz an. Herrn Dr. F. Kaiser, Basel, sind in der Schweiz 9 Arten

<sup>1</sup> Bei den als *D. repleta* bestimmten Tieren handelte es sich um *D. hydei*; die Verwechslung ist auf die Verwendung der Arbeit von DUDA (1935) zurückzuführen, in welcher lediglich *D. repleta* angeführt ist.

bekannt, darunter als einzige oben noch nicht erwähnte Art *Scaptomyza graminum*<sup>1</sup>.

Im Frühjahr 1946 begann ich mit einer zwei Sommer dauernden Fangtätigkeit im ganzen Gebiet der Schweiz mit folgenden Zielen:

1. Bestandaufnahme der *Drosophila*-Arten in der Schweiz.
2. Morphologische Untersuchung der Arten als Grundlage für Artdiagnosen und Bestimmungsschlüssel.
3. Quantitative Untersuchungen über Artvorkommen in verschiedenen Biotopen und Landesteilen.

Die vorliegende Arbeit gliedert sich in drei Teile. Der I. Teil enthält nach der Einleitung die Beschreibung der Fangmethoden und schliesst mit der Diskussion des Artinventars. Der Bestimmungsschlüssel und die Artbeschreibungen folgen im II. Teil. Eine Darstellung und Besprechung der morphologischen Bestimmungskriterien gehen dem Bestimmungsschlüssel voran. Im III. Teil sind allgemeine Beobachtungen über Artverbreitung und Biotopwahl vereinigt. Auf eine nach Arten geordnete Darstellung wird in diesem Teil verzichtet, da im systematischen Teil Angaben über Vorkommen jeder Artbeschreibung angefügt sind.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. E. HADORN, der mir die Arbeit übergab und mich während deren Ausführung mit seiner stets fördernden und freundlichen Hilfe unterstützte, spreche ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus. Wertvolle Anregungen verdanke ich sodann Herrn Prof. Th. DOBZHANSKY, in dessen Arbeitsgruppe ich während seines zweiten, einjährigen Brasilienaufenthalts von 1948 bis 1949 mitarbeiten durfte, dies dank eines Stipendiums, das mir die Rockefeller Foundation in New York freundlich gewährte. Herrn Prof. H. STEINER danke ich für seine Hilfe bei der Wahl ökologischer Termini und Herrn Prof. E. SCHMID für seine Auskünfte über das Vorkommen grösserer.

---

<sup>1</sup> Persönliche Mitteilung, 1947.

möglichst unberührter und für den Fang von *Drosophila* geeigneter Wälder.

Der Georges und Antoine Claraz-Schenkung bin ich für die Übernahme der Exkursionskosten sowie für einen Druckkostenbeitrag zu grossem Dank verpflichtet. Ebenso danke ich der Firma A. Welte-Furrer, Zürich, die mir 1947 während des Sommers eine ihrer Camionnetten unentgeltlich überliess, für diese grosszügige Unterstützung.

Meinen Studienkollegen Herrn W. SCHMID, K. WEBER und H. NATER danke ich für ihre Beiträge zu meiner Arbeit, die mir aus ihren, im Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich ausgeführten Diplomarbeiten erwuchsen. So stellte mir Herr W. SCHMID während meines ersten Bekanntwerdens mit der *Drosophila*-Systematik seine Erfahrungen sowie auch seine Sammlung zur Verfügung. Herr K. WEBER, Zürich, besorgte während des Sommers 1947 das Zuchtgeschäft, ihm verdanke ich die Angaben über Zuchtmöglichkeit und Entwicklungsdauer. Herr H. NATER, Winterthur, danke ich für die freundliche Überlassung von ergänzenden Angaben über die morphologischen Verhältnisse der innern und äussern Geschlechtsorgane. Einige in diese Publikation aufgenommene, günstige Bestimmungsmerkmale für Arten der *obscura*-Gruppe gehen auf seine vergleichend morphologischen Untersuchungen zurück. Auch für die Sammeltätigkeit durfte ich vielseitige Hilfe beanspruchen. So danke ich Herrn H. VÖLLMY, Basel, für die Ausführung der ersten Fangversuche mit der von PATTERSON (1943) entwickelten Fangmethode und weiter allen Lehrern, Schülern und anderen Personen, die an ihren Stationen für mich Fänge ausführten. Besonderen Dank bin ich auch Herrn Prof. A. BUZZATI-TRAVERSO und Herrn Prof. E. BALDI in Pallanza schuldig, die mir ermöglichten, mich in ihrem Institut in die Systematik der *obscura*-Gruppe einzuarbeiten.

## 2. SAMMELMETHODEN.

Für den ersten Fangsommer stellte sich die Aufgabe, einen Überblick über die *Drosophila*-Fauna der ganzen Schweiz zu gewinnen und Veränderungen der Populationen je nach Jahreszeit und Witterung festzustellen. Dies erforderte möglichst gleichzeitige Fänge in vielen Stationen der Schweiz, die periodisch wiederholt werden mussten. Unter Berücksichtigung der Verhältnisse von *V e g e t a t i o n* (BROCK-



MANN-JEROSCH, 1925; E. SCHMID, Vegetationskarten der Schweiz), Klima (BROCKMANN-JEROSCH) und Höhenlage wurden 100 Orte ausgewählt. Durch Mithilfe der Lehrerschaft dieser Orte wurden Schüler, Lehrer und andere Personen an 90 Fangstationen gewonnen, die sich bereit erklärten, die ihnen periodisch zugeschickten Fanggläser aufzustellen und nach genügender Expositionszeit wieder zurückzuschicken. Während April und Mai suchte ich diese Mithelfer auf und besprach mit ihnen Methode und Fangplätze. Der Postverkehr wickelte sich reibungslos ab und 80 der Hilfskräfte arbeiteten bis zum Oktober erfolgreich mit.

Als Fanggerät dienten die 1921 von Sturtevant beschriebenen Köderflaschen (Abb. 1). Ausgewählt wurden 2,5 Deziliter-Honiggläser mit Schraubdeckeln, in denen eine mit Gaze verklebte Aussparung Luft- und Feuchtigkeitsaustausch ermöglichte. Als Köder, Futter und Substrat für Eiablage und Larvenentwicklung wurde 1—2 cm hoch Standardfutter (S. 48) eingegossen und als zusätzlicher Geruchstoff Amylazetat, Essig, Apfelmose, Wein, Pilzextrakt und später ausschliesslich eine Mischung von Bier und Honig (3:1) in einem Wattebausch zugegeben. Vorversuche bewiesen eindeutig, dass Zugabe von Bier-Honig-Köder den Fangertrag wesentlich erhöht. Am Fangort wurden die Fläschchen mittels Regenschutzdeckel aufgehängt. Jede Fangstation erhielt monatlich einmal in einem passenden Kistchen 3 Fangflaschen zugeschickt. Die Fläschchen wurden je nach Witterung und Fangerfolg 2—6 Tage lang ausgesetzt. Über den Fangerfolg gibt Tab. 14 (S. 166) Auskunft.

Vom 29. Juli bis 16. August wurde die von PATTERSON (1943) beschriebene Fangmethode geprüft. Herr H. VÖLLMY führte in Beckenried täglich Fänge durch. Sie erwies sich als viel wirksamer als die Fangmethode mit Fläschchen: die 16 Kübelfänge lieferten zusammen 1687 *Drosophila*-Individuen, dass heisst ca. 111 pro Fang, während die 918 Flaschen, mit denen die in Tab. 14 verzeichneten Fänge ausgeführt worden waren, zusammen 15.700, das heisst nur ca. 17 Individuen pro Flasche einbrachten.

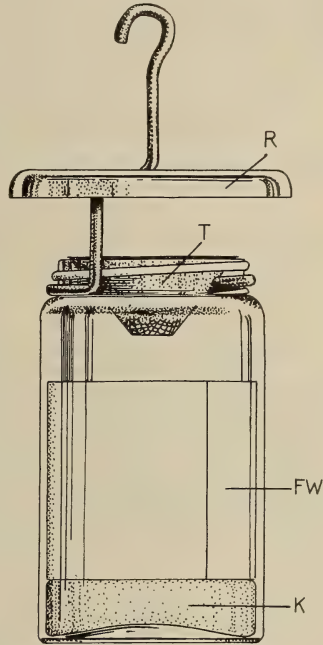


Abb. 1.

Im ersten Sommer (1946) verwendete Fangflaschen (Inhalt 2,5 dl.).

FW = Filterpapier-Wandbelag, K = Köder, R = Regenschutzdeckel mit Aufhängevorrichtung, T = Trichter.

Im Fangsommer 1947 stellte ich mir die Aufgabe, die Fänge selbst durchzuführen, um einen besseren Einblick in die Verteilung der Arten in den einzelnen Biotopen zu gewinnen und um die von PATTERSON beschriebene und von uns geprüfte Fangmethode anzuwenden. Die Firma A. Welte-Furrer (Zürich) stellte mir von Mai bis Ende Oktober unentgeltlich eine Camionnette zur Verfügung, in der ich während der fünf Monate die ganze Schweiz bereiste und an 70 Orten je 1—7 Tage lang stationierte und Fänge ausführte.

Als Fanggeräte dienten fünf bis sechs 5-Liter - K ü b e l, in die ich je ca. 1 kg mit Bäckerhefe-Aufschwemmung geimpften Köder folgender Zusammensetzung einfüllte:

Standardfutter oder  
Beeren, verschiedene je nach Jahreszeit;  
Trauben, Kirschen, Obst;  
Pilze.

Der gleiche Köder wurde so lang verwendet, als noch eine Gärung festzustellen war, aber nie länger als 10 Tage. Die Kübel wurden an regengeschützte Stellen, ohne Deckel, meist nachmittags ausgesetzt und mindestens eine Nacht an den Standorten belassen. Ein erster Fang wurde a b e n d s vor Einnachten, ein zweiter m o r g e n s nach Sonnenaufgang ausgeführt. Diese Fangzeiten wurden gewählt, nachdem Fänge zu verschiedenen Tageszeiten gezeigt hatten, dass die von DOBZHANSKY (1944) bei *D. pseudoobscura* gefundene A b h ä n g i g k e i t der Flugaktivität von der Lichtintensität wahrscheinlich auch für die andern Arten Gültigkeit hat.

Um die im Kübel sich aufhaltenden Fliegen zu fangen, verwendete ich ein Insektennetz, dessen Öffnung so auf diejenige des Kübels passt, dass durch Zusammendrücken des zweiteiligen Netz-Handgriffs der Kübelrand umschlossen und festgehalten werden kann, sowie ein Glas mit Trichter (Narkotisierglas).

Die Ergebnisse der im Freien im zweiten Fangsommer durchgeführten Fänge sind in Tab. 15 zusammengestellt.

Fänge in Häusern oder an stark von *Drosophila* bevölkerten Obstabfallhaufen wurden meist ohne Kübel, lediglich mit Netz oder E x h a u s t o r durchgeführt und lieferten die in Tab. 11 zusammengestellten Ergebnisse. Die Diskussion hierzu findet sich im Abschnitt „Kulturbiotoparten“ (S. 147).

Die Fänge der beiden Sommer können nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden, da verschiedene Methoden angewandt wurden. Die in den Abschnitten über Oekologie diskutierten Ergebnisse beziehen sich meist nur auf einen der beiden Fangsommer, worauf jeweils hingewiesen wird. Sämtliche F a n g p l ä t z e, in denen mit Köderflaschen oder Kübeln gesammelt worden war, sind auf S. 150-151 in alphabetischer Reihenfolge genannt.

3. DIE *Drosophila*-FAUNA DER SCHWEIZ.

## a) Nachgewiesene Arten.

In Tabelle 1<sup>1</sup> sind alle von mir in der Schweiz festgestellten Arten vereinigt. Es soll im Folgenden versucht werden, den Artenbestand zu charakterisieren.

TABELLE 1.

Liste der in der Schweiz festgestellten *Drosophila*-Arten.

- |   |   |
|---|---|
| 1. <i>D. funebris</i> Fabr. 1787        | 15. <i>D. unimaculata</i> Strobl 1893   |
| 2. <i>D. repleta</i> Wollast. 1858      | *16. <i>D. obscuroides</i> Pomini 1940  |
| *3. <i>D. hydei</i> Sturtevant 1921     | *17. <i>D. bifasciata</i> Pomini 1940   |
| 4. <i>D. busckii</i> Coqu. 1901         | 18. <i>D. tristis</i> Meig. 1830        |
| 5. <i>D. melanogaster</i> Meigen 1830   | *19. <i>D. ambigua</i> Pomini 1940      |
| *6. <i>D. simulans</i> Sturtevant 1919  | 20. <i>D. subobscura</i> Collin 1936    |
| *7. <i>D. immigrans</i> Sturtevant 1921 | *21. <i>D. alpina</i> Burla 1948        |
| *8. <i>D. testacea</i> v. Ros. 1840     | *22. <i>D. helvetica</i> Burla 1948     |
| 9. <i>D. transversa</i> Fall. 1823      | *23. <i>D. guyénoti</i> Burla 1948      |
| *10. <i>D. histrio</i> Meig. 1830       | *24. <i>D. nitens</i> Buzzati 1943      |
| 11. <i>D. littoralis</i> Meig. 1830     | *25. <i>D. fenestrarum</i> Fall. 1823   |
| *12. <i>D. kuntzei</i> Duda 1924        | *26. <i>D. pallida</i> Zetterstedt 1847 |
| *13. <i>D. limbata</i> v. Ros. 1840     | *27. <i>D. nigrosparsa</i> Strobl 1898  |
| 14. <i>D. phalerata</i> Meig. 1830      |   |

Die Arten mit \* sind neu für die Schweiz.

Die Arten 1—7 der Liste sind kosmopolitisch, jede wurde in Europa und den Vereinigten Staaten und in noch mindestens einem ausserhalb des holarktischen Bereichs liegenden Fundort festgestellt. Alle diese Arten sind zudem „Obst- oder Abfallfresser“ und erreichten ihre weite Verbreitung als Kulturgänger des Menschen. Ausführliche Angaben über das Vorkommen dieser sowie der andern Arten der Tabelle folgen im systematischen Teil im Anschluss an die einzelnen Artbeschreibungen. Im ökologischen Teil ist ein spezielles Kapitel (S. 147) der Verbreitung der Kulturgänger gewidmet.

Sowohl STURTEVANT wie PATTERSON verwenden Begriffe der tiergeographischen Regioneneinteilung von SCLATER-WALLACE (1858), welchem Gebrauch ich mich anschliesse. Die unterschiedenen Regionen sind mehr oder weniger willkürliche Zusammenfassungen, die nicht für alle Tierklassen Geltung besitzen (HESSE, 1924). Spätere und wahr-

<sup>1</sup> Publiziert 1948 ohne eingehende Diskussion.



scheinlich besser fundierte Einteilungen, wie die von LYDEKKER (1903; siehe auch JACOBI, 1904) und DAHL (1921) vermochten die erstgenannte nicht zu verdrängen. Die gut eingebürgerten Begriffe von SCLATER-WALLACE sind die folgenden:

I. Paläarktisches Gebiet (Region) mit den drei Untergebieten (Subregionen) Nordeuropa, Mittelmeer-Länder (Südeuropa) und Sibirien und Mandschurei; II. Äthiopisches, III. Orientalisches, IV. Australisches, V. Neotropisches (südamerikanisches Gebiet inklusive Mexico und Antillen) und VI. Nearktisches (nordamerikanisches) Gebiet. Die Untergebiete der Regionen II—VI sind hier nicht erwähnt.

Gemäss ihrer heutigen Verbreitung über Europa und Nordamerika können *D. testacea* und *D. transversa* (Arten 8 und 9 der Liste) als holarktische Arten bezeichnet werden. Paläarktisch sind alle übrigen Arten der Liste.

*D. alpina* und *D. gwynoti* wurden bis heute nur in der Schweiz festgestellt<sup>1</sup>, doch ist es unwahrscheinlich, dass ihr Verbreitungsgebiet auf die Schweiz beschränkt ist. Bevor in den Nachbarländern vollständige faunistische Bestandesaufnahmen durchgeführt wurden, lässt sich die Frage, ob die beiden Arten für die Schweiz endemisch seien, nicht diskutieren.

**Kosmopoliten.** — Die Schweiz liegt im Zentrum von Europa und ist, mit Ausnahme des Hochalpenbereichs, stark besiedelt und landwirtschaftlich intensiv bebaut. So ist es nicht verwunderlich, dass sämtliche kosmopolitischen *Drosophila*-arten, sofern sie Europa erreichten und über die ebenfalls stark besiedelten, westeuropäischen Staaten bis zur Schweiz vorgedrungen waren, auch in unserem Land die von ihnen verlangten Lebensbedingungen antrafen und sich festsetzten.

Eine Ausnahme machen tropische oder subtropische Kulturbiotoparten. So erreichten *D. ananassae* und *D. buzzatii* unser bereits beträchtlich nördlich der subtropischen Zone liegendes Land nicht. Zwar besteht immer die Möglichkeit, dass Kulturgänger aus dem mediterranen Gebiet durch Obsttransporte in die Schweiz verschleppt werden. So wurde mir im Sommer 1946 aus Altdorf, vom nördlichen Ausgang der Gotthardlinie, ein in der Nähe von Nahrungsmittel-Lagerhäusern gefangenes *Drosophila*-Individuum

<sup>1</sup> Beschrieben von Burla 1948.



zugeschickt. Das Tier war stark beschädigt und konnte deshalb nicht eindeutig bestimmt werden, immerhin war sicher, dass es sich um eine bei uns nicht vorkommende Art der *repleta*-Gruppe handelte. Im nächsten Sommer ausgeführte, intensive Fänge am selben Ort und in der gleichen Jahreszeit mit dem Zweck, weitere Individuen der für uns neuen Art zu gewinnen, blieben erfolglos.

**Paläarktische Arten.** — Der nördlich der Alpen gelegene Teil der Schweiz gehört tiergeographisch zum nordeuropäischen Untergebiet. Sein Klima ist, bedingt durch kontinentale Lage, Meereshöhe und Alpennähe, von dem durchschnittlichen Klima anderer nordeuropäischer Länder verschieden. Es ist nicht zu erwarten, dass sämtliche paläarktischen, im Gebiet von Nordeuropa nachgewiesenen Arten (Tab. 2) in mehr oder weniger starken Populationen uniform über den ganzen nordeuropäischen Bereich verteilt sind, vielmehr hat jede Art, je nach ihrer genetischen Konstitution, ihre besonderen Ansprüche an das Milieu, weiter ihren spezifischen Grad ökologischer Valenz und genetischer Anpassungsfähigkeit und damit ihr besonderes Verbreitungsgebiet.

Etwa die Hälfte der nordeuropäischen Arten DUDA kommen in der Schweiz vor (Arten 1—17), wenn auch mit zum Teil anderer als von DUDA angegebener Häufigkeit. So ist *D. fenestrarum* in Schweden eine relativ häufige Art (DUDA 1935), während sie bei uns als äusserst selten bezeichnet werden kann (Tab. 4). Offenbar nimmt die Dichte ihrer Populationen von Schweden nach Süden graduell ab, und die südliche Grenze ihres Verbreitungsgebiets dürfte den Bereich von Basel berühren<sup>1</sup>. Die Arten 18—22 der Tabelle 2, deren Verbreitungsgebiet DUDA ebenfalls generell mit Europa bezeichnet hat, wurden in der Schweiz nicht gefunden. Das Vorkommen der Arten 23—30 (Tab. 2) scheint auf Sibirien oder auf den östlichen Teil von Europa beschränkt zu sein. Der Ausbreitung der in Oesterreich und Ungarn festgestellten Arten nach Westen und in die Schweiz stehen die Ostalpen als ein Hindernis im Wege, das nicht jede Art zu bezwingen oder zu umgehen vermag.

---

<sup>1</sup> Das einzige von mir gefundene Individuum der Art stammt aus Therwil bei Basel.

TABELLE 2.

Die nach DUDA (1935) im paläarktischen Gebiet nachgewiesenen Arten.

Art	Verbreitung	relative Häufigkeit (nach Duda)
1. <i>Acanthopterna nigrosparsa</i> Strobl 1898	Europa	Vereinzelt
2. <i>Acrodrosophila testacea</i> v. Ros. 1840	Europa, America sept.	++
3. <i>Acanthophila immigrans</i> Sturtevant 1921	Orbis terr.	+
4. <i>Drosophila busckii</i> Coqu. 1901	Orbis terr.	+++
5. <i>D. fasciata</i> Meig. 1830	Orbis terr.	+++
6. <i>D. fenestrarum</i> Fall. 1823	Europa	++
7. <i>D. funebris</i> Fabr. 1787	Orbis terr.	+++
8. <i>D. histrio</i> Meig. 1830	Europa	Selten
9. <i>D. kuntzei</i> Duda 1824	Europa	Selten
10. <i>D. limbata</i> v. Ros. 1840	Europa, Sibiria	Selten
11. <i>D. littoralis</i> Meig. 1830	Europa, sept. et mer.	+
12. <i>D. obscura</i> Fall. 1823	Europa, Am. sept.	++
13. <i>D. phalerata</i> Meig. 1830	Europa	+++
14. <i>D. repleta</i> Wollast. 1858	Orbis terr. tropica	+
15. <i>D. transversa</i> Fall. 1823	Europa, Am. sept.	++
16. <i>D. unimaculata</i> Strobl 1893	Europa	+-
17. <i>D. pallida</i> Zett. 1847	Europa	Weit verbreitet, aber selten.
18. <i>D. nigricolor</i> Strobl 1898	Europa	Einige Museums- stücke.
19. <i>D. macularis</i> Villen. 1921	Europa	+-
20. <i>D. rufifrons</i> Loew 1873	Europa	In Ungarn nicht selten.
21. <i>D. deflexa</i> Duda 1924	Europa	„Seltener als <i>obscura</i> Fall.“
22. <i>D. trivittata</i> Strobl 1893	Europa, Sibiria, For- mosa, Java	+-
23. <i>D. vibrissina</i> Duda 1924	Europa (Böhmen und Ungarn, in Deutsch- land nicht)	
24. <i>Dasydrosophila (Hirtodroso- phila) Lundstroemi</i> Duda 1935	Fennia	1 ♂
25. <i>Dasydrosophila oldenbergi</i> Duda 1924	Hungaria	3 ♂♂
26. <i>Drosophila brevicornis</i> Duda 1935	Sibiria	1 ♀
27. <i>D. miki</i> Duda 1924	Austria	Mehrere ♂♂
28. <i>D. pokornyi</i> Duda 1924	Tyrolis	1 ♂
29. <i>D. scaptomyzoptera</i> Duda 1935	Sibiria	1 ♀
30. <i>D. schmidtii</i> Duda 1924	Hungaria	+
31. <i>D. stackelbergi</i> Duda 1935	Sibiria	1 ♂

In der Tabelle sind die Arten nach ihrer Verbreitung in Bezug auf die Schweiz geordnet; die Diskussion folgt im Text. Die Zeichen in der letzten Kolonne bedeuten: + = vorkommend; ++ = häufig; +++ = sehr häufig; +- = mehr oder weniger häufig.

**Mediterrane Elemente.** — Dass die Alpen für die Verbreitung von *Drosophila*-arten keine absolut wirkende Barriere sind, zeigt das Vorkommen dreier Mittelmeerarten im nördlichen Teil der Schweiz. Die Fliegen können die Alpen passiv, zum Beispiel in Fruchtttransporten, durchqueren, wie es *D. simulans* und *D. immigrans* getan haben mögen, oder sie im Westen im Lauf zahlreicher Generationen umgehen. Es ist wahrscheinlich, dass mediterrane Arten in Frankreich ihr Verbreitungsgebiet nach Norden ausdehnen und unser Land von Westen her besiedeln, wobei sie günstige Lebensbedingungen längs der xerothermen Südostlehne des Jura, am Nordufer des Genfersees und an den nach Süden exponierten Berghängen des unteren und mittleren Wallis finden. Auf der Suche nach mediterranen Faunenelementen sammelte ich deshalb besonders intensiv in Pieterlen (nördlich Biel), unterhalb Sonceboz (oberhalb Biel), bei Sallaz, bei Russin (westlich Genf), an verschiedenen Orten des Wallis, längs des Genfersees und in der Ajoie (Pruntrut, Kanton Bern), die bezüglich Lage, Klima und Vegetation der grossen französischen Niederung zwischen Vogesen und Jura angehört.

*D. nitens*, die oberhalb Orbe in einem Exemplar gefunden wurde<sup>1</sup>, ist wahrscheinlich ein auf diesem Weg in die Schweiz eingedrungener Einwanderer aus dem Süden.

*D. immigrans* ist im mediterranen Gebiet relativ häufig, so z. B. im Tessin, dagegen kann sie im nördlichen Teil der Schweiz nur sporadisch grössere Populationen bilden. Gleiches Verhalten zeigt die Art in Nordamerika (SPENCER, 1940). *D. simulans* verhält sich ähnlich wie *D. immigrans*. Auch in den Vereinigten Staaten ist ihr Anteil in *melanogaster-simulans*-Mischpopulationen im Süden grösser als im Norden (PATTERSON 1943). Im Tessin ist die Art relativ häufig, in der Nordschweiz selten. Wahrscheinlich sind die beiden Arten nicht die einzigen über die Alpen verschleppten. Doch sichert eine erfolgreiche Transgression der Alpen durch einzelne Individuen noch keineswegs das Fortbestehen der Art im fremden Gebiet, vielmehr entscheiden darüber die ökologischen Gegebenheiten des Milieus und die Wirkung genetischer Adaptationsmechanismen der Art. In den meisten Fällen ist die Milieuveränderung nach einer Alpendurchquerung

---

<sup>1</sup> Zwei Individuen der Art wurden auch im Tessin gefunden.



zu schroff und die verschleppte Art unterliegt im Konkurrenzkampf gegen einheimische, genetisch an das Milieu angepasste Arten.

Die Artenliste (Tab. 1) dürfte die meisten der im Mittelland, in den nördlichen Voralpen und in den Alpen vorkommenden *Drosophila*-Arten umfassen, doch ist sie wahrscheinlich nicht vollständig für die Gebiete der südlichen<sup>1</sup> und westlichen Schweiz. Sowohl die bei uns noch nicht gefundenen nordeuropäischen und osteuropäischen sowie eine Reihe mediterraner Arten können sporadisch oder in schwachen, isolierten Populationen die Schweiz besiedeln. Ihr Auffinden ist späteren Untersuchungen vorbehalten.

b) *Charakterisierung des schweizerischen Anteils an Species des kosmopolitischen Genus Drosophila.*

Mit den 27 festgestellten Arten besitzt die schweizerische Fauna nur einen kleinen Teil des gesamten *Drosophila*-Artenbestands der Erde, der auf einige hundert Arten geschätzt werden kann. Bereits sind ca. 600 Arten beschrieben (PATTERSON and WHEELER, 1949) und im nearktischen, zentralamerikanischen und mitteleuropäischen Gebiet der grösste Teil der vorkommenden Arten erfasst, doch beherbergen die Gebiete der gesamten tropischen und subtropischen Region eine Fülle unbekannter Arten. DUDA (1925) und DOBZHANSKY-PAVAN (1943) beschrieben nur einen kleinen Ausschnitt der *Drosophilafauna* der von ihnen untersuchten, subtropischen Gebiete.

Um die schweizerische *Drosophilafauna* mit der anderer gut untersuchter Gebiete, speziell der Vereinigten Staaten von Amerika und Mexico, in Beziehung setzen zu können, sowie aus Gründen, wie sie in der Einleitung zum systematischen Teil dargelegt werden sollen (S. 45), ordnete ich die in der Schweiz gefundenen Arten nach den von STURTEVANT (1939, 1942) unterschiedenen Subgenera und Gruppen (Tab. 3).

<sup>1</sup> Im Tessin stellte ich folgende 19 Arten fest: *D. nitens*, *D. busckii*, *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. subobscura*, *D. obscuroides*, *D. bifasciata*, *D. tristis*, *D. helvetica*, *D. kuntzei*, *D. phalerata*, *D. limbata*, *D. littoralis*, *D. testacea*, *D. histrio*, *D. funebris*, *D. repleta*, *D. hydei* und *D. immigrans*.



TABELLE 3.

Die in der Schweiz vorkommenden Arten, nach dem System von STURTEVANT (1942) klassifiziert.

Subgenera	Gruppen	Arten
<i>Hirtodrosophila</i>		—
<i>Pholadoris</i>		<i>D. nitens</i>
		<i>D. guyénoti</i>
		<i>D. busckii</i>
<i>Dorsilopha</i>		—
<i>Phloridosa</i>		—
<i>Sophophora</i>	1. <i>saltans</i> -Gruppe	—
	2. <i>willistoni</i> -Gruppe	—
	3. <i>melanogaster</i> -Gruppe	<i>D. melanogaster</i>
		<i>D. simulans</i>
	4. <i>obscura</i> -Gruppe <sup>1</sup>	<i>D. subobscura</i>
		<i>D. obscuroides</i>
		<i>D. bifasciata</i>
		<i>D. ambigua</i>
		<i>D. tristis</i>
		<i>D. alpina</i>
		<i>D. helvetica</i>
<i>Drosophila</i>	1. <i>quinaria</i> -Gruppe	<i>D. transversa</i>
		<i>D. kuntzei</i>
		<i>D. phalerata</i>
		<i>D. limbata</i>
	2. <i>guttifera</i> -Gruppe	—
	3. <i>pinicola</i> -Gruppe	—
	4. <i>virilis</i> -Gruppe	<i>D. littoralis</i>
		<i>D. unimaculata</i> ?
	5. <i>testacea</i> -Gruppe	<i>D. testacea</i>
	6. <i>tripunctata</i> -Gruppe	—
	7. <i>funnebris</i> -Gruppe	<i>D. funnebris</i>
	8. <i>repleta</i> -Gruppe	<i>D. repleta</i>
		<i>D. hydei</i>
	9. <i>robusta</i> -Gruppe	—
	10. <i>melanica</i> -Gruppe	—
	11. <i>polychaeta</i> -Gruppe	—
	12. <i>carbonaria</i> -Gruppe	—
	13. <i>cardini</i> -Gruppe	—
	14. <i>immigrans</i> -Gruppe	<i>D. immigrans</i>
Nicht eingeordnet:		<i>D. histrio</i>
		<i>D. fenestrarum</i>
		<i>D. pallida</i>
		<i>D. nigrosparsa</i>

Die Verbreitung der nord- und zentralamerikanischen Arten wurde von PATTERSON (1943) ausführlich dargestellt. Der bis heute bekannte Artenbestand der einzelnen Gruppen wurde von STURTEVANT (1942) fast vollständig verzeichnet und diskutiert. In den folgenden Ausführungen verwende ich die Angaben der

<sup>1</sup> Siehe auch *obscura-X*, S. 89.

beiden Autoren nur soweit, als es die Charakterisierung der schweizerischen *Drosophilafauna* verlangt.

Vom Subgenus *Hirtodrosophila* wurden im nearktischen Gebiet acht seltene Arten gefunden und im paläarktischen Gebiet die zwei Arten *Lundstroemi* und *Oldenbergi* (Arten 23 und 24 von Tab. 2) des synonymen Genus *Dasydrosophila*. In der Schweiz fand ich keinen Vertreter dieses Subgenus. Alle Arten sind Pilzfresser. Wahrscheinlich ist die für *Drosophila* angewandte Fangmethode nicht geeignet, Pilzfresser zu erfassen und ein Bild über die Häufigkeit dieser Arten zu gewinnen.

Das Subgenus *Pholadoris* ist im südlichen Gebiet der Vereinigten Staaten bis nach Mexico nur durch eine beschriebene Art vertreten, *D. victoria*, dagegen sollen nach PATTERSON einige andere, noch unbeschriebene Arten dieses Subgenus in Amerika registriert worden sein. In Europa gehören dieser Gruppe bis heute die beiden Arten *D. nitens* und *D. guyénoti* an.

Die einzige bekannte Art des Subgenus *Dorsilopha*, *D. busckii*, ist Kosmopolit und in der Schweiz eine relativ seltene, fast nur in der Nähe menschlicher Behausungen gefundene Art.

Das Subgenus *Sophophora* wurde von STURTEVANT in vier Gruppen unterteilt, wovon die beiden ersten, die *saltans*- und *willistoni*-Gruppe, offenbar rein neotropisch-nearktisch und ohne Vertreter bei uns sind. Von der im ostasiatischen Gebiet am stärksten aufgesplitterten und wahrscheinlich dort entstandenen *melanogaster*-Gruppe kommen *D. melanogaster* und *D. simulans* als Kosmopoliten und Kulturgänger sowohl im amerikanischen wie im paläarktischen Gebiet vor. Beide Arten wurden in der Schweiz nachgewiesen. Eine dritte Art der Gruppe, die in der Nearktis registriert wurde, ist *D. ananassae*. Auch diese Art ist Kosmopolit, doch in ihrer Verbreitung auf die tropischen und subtropischen Klimaregionen beschränkt, in welcher Zone sie in Städten die häufigste *Drosophila*-art sein kann. Sie wurde registriert in den südlichen Staaten der U.S.A., in Mexico, Brasilien und Japan, doch ist es sehr unwahrscheinlich, dass sie in unserem Gebiet vorkommen kann.

Die *obscura*-Gruppe ist im nearktischen Gebiet durch zehn, in der Schweiz durch acht Arten vertreten. Wahrscheinlich ist der Artenbestand dieser Gruppe im ganzen paläarktischen Gebiet noch grösser als in der Schweiz, so dass die holarktische *obscura*-Gruppe

bis heute die einzige *Drosophil*gruppe ist, von der im paläarktischen Gebiet eine grössere Art aufspaltung als im nearktischen angenommen werden kann. Interessant ist, dass vorläufig noch keine Art nachgewiesen wurde, die in beiden Gebieten zugleich vorkommt.

STURTEVANT (1942) verteilt die nearktischen *obscura*-Arten in zwei Untergruppen. Die erste Gruppe enthält die drei Arten *D. pseudoobscura*, *D. persimilis* und *D. miranda*, die zweite Untergruppe nur amerikanische Arten (*D. affinis*, etc.). *D. helvetica* gehört in die zweite Untergruppe; die Charakterisierung der zweiten Untergruppe wie auch verschiedener anderer Subgenera und Untergruppen ist zu eng gefasst und verlangt zur Aufnahme paläarktischer Arten eine Erweiterung.

DUDA (1935) führt lediglich *D. obscura* Fallén an, dazu eine *var. tristis* Fallén und eine *var. Meigeni*. Aus seiner Artdiagnose ist nicht ersichtlich, welche Art er als Typus zur Beschreibung benützt hat, doch ist es wahrscheinlich, dass es sich um *subobscura* Collin handelte, während *var. Meigeni* *D. obscuroides* ist. *Var. tristis* Fallén = *tristis* Meigeni muss nach Kreuzungsexperimenten (BUZZATI 1942) und morphologischen Untersuchungen von POMINI (1940) als selbständige Art betrachtet werden.

Der Name *obscura* ist demnach verloren gegangen, nach den Prioritätsregeln besteht er aber zu Recht und muss dann für *D. subobscura* oder *obscuroides* wieder eingesetzt werden, wenn eindeutig festgestellt wird, welche Art FALLÉN als Typentiere benutzt hat.

Das Subgenus *Drosophila* wurde von STURTEVANT in 14 Artgruppen unterteilt (Tab. 3), die alle im nearktischen Gebiet vertreten sind, davon die 2., 3., 6., 12. Gruppe mit nur je einem oder einigen wenigen Arten. Sechs der 14 Gruppen haben Vertreter in der Schweiz. Die *quinaria*-Gruppe umfasst in der Schweiz die vier Arten *D. transversa*, *D. phalerata*, *D. kuntzei* und *D. limbata*. Die drei letzten sind paläarktisch, während *D. transversa* nicht nur in Europa, sondern auch in den östlichen Vereinigten Staaten weit verbreitet ist. Im paläarktischen Gebiet ist die *quinaria*-Gruppe nächst der *obscura*-Gruppe die artenreichste. Aus den heutigen Kenntnissen ist nicht ersichtlich, ob sie im paläarktischen Gebiet einen ähnlichen Grad von Artenreichtum erreicht hat wie im

nearktischen. In den Vereinigten Staaten sind einschliesslich *D. transversa* 12 Arten der Gruppe bekannt.

Die *virilis*-Gruppe ist in der Schweiz durch *D. littoralis* und wahrscheinlich *unimaculata*, in den U.S.A. durch *D. virilis*, *D. americana*, *D. texana*, *D. novamexicana* und *D. montana* vertreten.

*D. virilis*, eine in den U.S.A. als Kulturgänger auftretende Art, wurde von KIKKAWA und PENG (1938) in Wildbiotopen in der asiatischen Region gefunden, woraus PATTERSON (1943) den Schluss zieht, dass *virilis* aus der asiatischen Region stammt und in die Vereinigten Staaten eingeführt wurde. In der Schweiz wie auch bisher im übrigen Europa wurde, soweit bekannt, *D. virilis* nicht gefunden. Ihr Verbreitungsareal in der Paläarktis wäre demnach auf den östlichen Teil beschränkt. Die in Deutschland und in der Schweiz nachgewiesene *D. littoralis* steht morphologisch *D. virilis* sehr nahe, die beiden Arten sind aber trotzdem gut unterscheidbar. Von mir ausgeführte Kreuzungsversuche verliefen erfolglos.

Von den beiden bis jetzt beschriebenen Arten der *testacea*-Gruppe, *D. testacea* und *D. putrida*, kommt nur die erstere in der Schweiz vor. Sowohl in der Schweiz wie in den U.S.A. ist *D. testacea* Wildbiotopart, was in Bezug auf chorologische Fragen von Interesse ist.

Die *funebis*-Gruppe enthält in der U.S.A. drei Arten, wovon die eine, *D. funebis*, als Kosmopolit auch in der Schweiz vorkommt. PATTERSON nimmt an, dass *D. funebis* in der Paläarktis Wildart ist (1943, S. 249). Meine Beobachtungen bestätigen diese Annahme nicht, vielmehr geht aus meinen Fängen eindeutig hervor, dass die Art auch in der Schweiz ausgesprochener Kulturgänger ist. Sie hält sich zwar auch in Wildbiotopen auf und entwickelte sich, zusammen mit *melanogaster*, aus im Wald gesammelten Pilzen. Da sie wahrscheinlich extrem polyphag ist, kann aus dem Verhältnis Wildfänge zu Hausfänge nichts über die Herkunft der Art gesagt werden.

Die im neotropischen und nearktischen Gebiet über 40 bekannte Arten umfassende *repleta*-Gruppe ist in der Schweiz nur durch die zwei Arten *D. repleta* und *D. hydei*, beides Kosmopoliten, vertreten. Es handelt sich zweifellos um eingeführte Arten. *D. hydei* ist nördlich der Alpen besser eingebürgert als *repleta* und bereits in Wildbiotopen anzutreffen,



demnach im Vergleich mit *repleta* entweder früher eingedrungen oder eher fähig, sich an unser relativ rauhes Klima anzupassen.

Die *immigrans*-Gruppe umfasst neben einigen tropischen die beiden in den U.S.A. registrierten Arten *D. immigrans* und *D. unpunctata*. *D. immigrans* ist nach Duda Kosmopolit und kommt auch in der Schweiz vor.

Neben der *obscura*-Gruppe und der *quinaria*-Gruppe, die dank ihres im paläarktischen Gebiet erreichten Artenreichtums und der relativen Häufigkeit ihrer Arten innerhalb der freilebenden *Drosophila*-Populationen (Tab. 4) das Bild der schweizerischen *Drosophila*-Fauna bestimmen, sind etwa die Hälfte der übrigen Gruppen des Genus durch eine oder zwei Arten vertreten.

Die beiden Arten der *melanogaster*-Gruppe und die beiden der *repleta*-Gruppe mögen mehr oder weniger rezent eingewandert sein, doch bei allen andern Gruppen und Arten ist es schwer zu entscheiden, ob es sich um frühe oder spätere Einwanderer oder um Relikte einer ursprünglich paläarktischen *Drosophilafauna* handelt.

**Die kleine Artenzahl in der Schweiz.** — Die schweizerische *Drosophilafauna* ist gegenüber der nordamerikanischen arm an Arten. Der grosse Artenreichtum von Nordamerika wurde von PATTERSON (1943, S. 249) durch ein Zitat aus HOLDHAUS (1928) erklärt, wonach die nearktische Region ein Mischungsgebiet von Elementen aus den holarktischen und neotropischen Regionen ist. Die *Drosophilafauna* des mitteleuropäischen Gebiets beschränkt sich vorwiegend auf Formelemente der paläarktischen oder holarktischen Region, vermehrt um einige Kosmopoliten und wenige Arten aus dem Mittelmeergebiet, denen die Überquerung der Alpen geglückt ist. Innerhalb der paläarktischen Region dürfte die Schweiz jedoch dank ihrer zentralen Lage und des durch die Höhendifferenzierung erreichten Reichtums an verschiedenen Klima- und Vegetationstypen eine der reichsten *Drosophilafaunen* beherbergen.

**Beitrag zu Fragen der Genus-Evolution.** — Die bereits gesammelten Kenntnisse über die Zusammensetzung der *Drosophila*-fauna einiger Länder verlocken zu einer Diskussion über die Geschichte der Art-Aufsplitterung und -Verbreitung. Paläontologische Funde fehlen<sup>1</sup>, damit sind Untersuchungen auf indirektem Weg angebracht. EPLING (1944) wertete die Daten DOBZHANSKYS über chromosomale Rassen bei *D. pseudoobscura* und *D. persimilis* (1944) zu einer sorgfältig begründeten, aber nicht unangefochtenen, evolutionstheoretischen Deduktion aus. Nach EPLINGS Hypothese existierten die zwei rezent vorkommenden Genanordnungen „Standard“ und „Santa Cruz“, weiter die ganze Gruppe der von Santa Cruz abgeleiteten Genanordnungen sowie eine ursprüngliche, „Hypothetical“, bereits im Miozän. Daraus ergibt sich die wahrscheinliche Folgerung, dass die beiden Arten bereits im mittleren Tertiär evolutionär divergierten. Diese Darstellung EPLINGS fand die Unterstützung von STEBBINS (1945), welcher auf Grund paläobotanischer Argumente für eine abnormal langsame Evolution innerhalb der *obscura*-Gruppe eintritt. MAYR (1945) setzt jedoch das Alter der beiden Arten auf nicht früher als End-Pliozän oder frühes Quartär an und bezweifelt jede geologische Datierungsmöglichkeit der Entstehung von Genanordnungen. SIMPSON (1945) bestreitet, dass aus der rezenten, relativ kleinen Verbreitung der beiden Arten etwas über ihr Alter ausgesagt werden kann.

PATTERSON (1943) unternahm den Versuch, auf Grund einer Verbreitungsanalyse Rückschlüsse auf das Entstehungsgebiet von Artgruppen zu ziehen. Die zwei Kriterien, derer er sich bediente, stammen von ADAMS (1902) und sind:

1. Ort grösster Aufspaltung;
2. Ort, wo eine Form dominant oder am häufigsten ist (S. 142).

<sup>1</sup> Herr P.-D. Dr. E. Kuhn machte mich auf folgende Angaben in der paläontologischen Literatur aufmerksam: ZEUNER (1946, p. 379), „... a species of the genus *Drosophila* existed in the upper Eocene, about 45 to 50 million years ago“; BACHOFEN-ECHT (1949, p. 161), „Im Bernstein etwa drei Arten der Gattung *Drosophila*“. STURTEVANT (1921, p. 107) referiert über wenig aufschlussreiche Angaben in LOEW (1850 und 1864). HANDLIRSCH (1908) verweist lediglich auf LOEW (1850).

Je besser die Gebiete ausserhalb der nearktischen Region, vor allem die neotropischen und paläarktischen, auf Artbestand untersucht werden, um so aussichtsreicher scheinen Diskussionen auf der Basis der Kriterien ADAMS. Bereits die Feststellung von vier Arten der *quinaria*-Gruppe und von acht Arten der *obscura*-Gruppe in einem verschwindend kleinen Teil des paläarktischen Gebiets verändern die Verhältnisse in PATTERSONS Zusammenstellung, allerdings nicht seine Folgerung, dass die beiden hier genannten Gruppen nördlichen Ursprungs sind.

c) *Relative Häufigkeit der einzelnen Arten.*

Stellen wir die Zahlen sämtlicher registrierter Fänge zusammen, so erhalten wir 27 Arten mit insgesamt 43 177 Individuen (Tab. 4).

TABELLE 4.

*Fangergebnisse für die Schweiz: Anzahl der von mir gefangenen Individuen.*

<i>obscura</i> -Gruppe:		
<i>D. subobscura</i> . . . . .	4 645	
<i>D. obscuroides</i> . . . . .	3 477	
<i>D. helvetica</i> . . . . .	1 499	
<i>D. alpina</i> . . . . .	286	
<i>D. ambigua</i> . . . . .	276	
<i>D. bifasciata</i> . . . . .	242	
<i>D. tristis</i> . . . . .	157	
unbestimmt . . . . .	11 160	
		21 742
<i>D. melanogaster</i> . . . . .		7 913
<i>D. funebris</i> . . . . .		2 863
<i>D. testacea</i> . . . . .		2 824
<i>D. hydei</i> . . . . .		1 706
<i>D. littoralis</i> . . . . .		1 672
<i>D. phalerata</i> . . . . .		1 005
<i>D. kuntzei</i> . . . . .		843
<i>D. histrio</i> . . . . .		840
<i>D. simulans</i> . . . . .		602
<i>D. busckii</i> . . . . .		394
<i>D. guyénoti</i> . . . . .		201
<i>D. transversa</i> . . . . .		128
<i>D. limbata</i> . . . . .		108
<i>D. repleta</i> . . . . .		100
<i>D. unimaculata</i> . . . . .		46
<i>D. immigrans</i> . . . . .		26
<i>D. nitens</i> . . . . .		2
<i>D. fenestrarum</i> . . . . .		1
<i>D. pallida</i> . . . . .		1
<i>D. nigrosparsa</i> . . . . .		3
unbeschriebene <i>Drosophila</i> arten . . . . .		58
Total . . . . .		43 177

Die Arten sind in der Liste nach Häufigkeit in den Fängen geordnet. Da verschiedene Fangmethoden angewendet, nicht alle Biotope und Landesteile gleich intensiv durchsucht wurden und die Köder wahrscheinlich nicht alle Arten gleich erfolgreich anziehen, gibt die Reihenfolge in der Liste nur annäherungsweise die wirklichen Verhältnisse der relativen Häufigkeit wieder.

Zudem ist zu bedenken, dass die jahreszeitbedingte Variation in der Populationsdichte der einzelnen Arten und damit der relativen Häufigkeit innerhalb der Gesamt-*Drosophilapopulation* der Fangplätze, wie sie von PATTERSON (1943) analysiert und auch in meinen Fängen sichtbar wurde, die Häufigkeits-Faktoren beeinflusst hat. In Fängen an drei Stationen überwogen, zum Teil aus solchen Gründen, einige Arten zahlenmässig so stark (S. 139), dass sie aus der Zusammenstellung der Ergebnisse für Tabelle 4 ausgeschaltet werden mussten.

Noch sollte berücksichtigt werden, dass die Schweiz mit ihrem grössten Teil dem nordeuropäischen Untergebiet angehört, mit ihren südlichen Tälern jedoch ins Mediterrangebiet hineinragt, so dass es zoogeographisch nicht tragbar ist, quantitative Fangdaten aus den beiden Gebieten miteinander zu vereinigen. Ich wage es trotzdem, da ich im Tessin infolge ungünstiger Witterung nur wenig erfolgreich sammelte. Die Gesamtfangzahl von 935 Individuen aus dem Tessin erlaubt noch keinen Einblick in die dortige *Drosophilafauna*, verändert aber anderseits die Reihenfolge der Arten in Tabelle 4 kaum. Es würde zu weit führen und scheint mir aussichtslos, die vorliegende Tabelle durch Ausschaltung von mehr als der oben erwähnten Ausnahmefänge zur Veranschaulichung der wirklichen, durchschnittlichen Arthäufigkeit geeigneter zu machen. Im ökologischen Teil der Arbeit (Tab. 13) geben eine Auswahl typischer Fangdaten besseren Einblick in die Zusammensetzung einer *Drosophilapopulation*. Trotzdem gibt uns Tabelle 4 auch im unkorrigierten Zustand einige Aufschlüsse über die quantitativen Verhältnisse.

*D. subobscura* und *D. obscuroides* stehen in der Liste der *obscura*-Arten und im Vergleich mit allen Wildbiotoparten an erster Stelle. Die relativ grossen Fangzahlen kamen nicht durch wenige Ausnahmefänge zustande. Mindestens eine der beiden Arten ist die jeweils häufigste in fast allen der untersuchten, nicht in Hausnähe gewählten Fangplätze. Die *Drosophilafauna* der Schweiz ist dem-



nach charakterisiert durch ein Dominieren von Arten der *obscura*-Gruppe.

Von den beiden Kulturgängern *D. melanogaster* und *D. funebris* ist *D. melanogaster* die häufigere.

Die im Mittelmeergebiet relativ häufige Art *D. simulans* tritt nördlich der Alpen zahlenmässig stark hinter *D. melanogaster* zurück. Nur 15 der 602 *D. simulans*-Individuen stammen aus dem nördlichen Teil der Schweiz.

*D. testacea*, die fast ausschliesslich in Wildbiotopen gefangen wurde, ist eine unserer häufigsten gelben Waldarten.

Von den Arten der *quinaria*-Gruppe sind *D. transversa* und *D. limbata* weit seltener als *D. phalerata* und *D. kuntzei*. *D. unimaculata* ist in der Schweiz seltener als die der *virilis*-Gruppe angehörende *D. littoralis*.

## II. TEIL

### BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL UND ARTBESCHREIBUNGEN

Der Bestimmungsschlüssel und die Artbeschreibungen bilden zusammen den systematischen Teil der vorliegenden Arbeit. Als Einleitung wird die Verwendung der STURTEVANTSCHEN Klassifikation der Arten innerhalb des Genus *Drosophila* begründet und der Umfang der Artbeschreibungssammlung abgegrenzt, weiter werden die Methoden der Zucht, der morphologischen Untersuchung und der Beschreibung dargelegt und die Erscheinung der Variation morphologischer Merkmale diskutiert. In einer Begriffsübersicht werden die in den Beschreibungen verwendeten, taxonomischen Merkmale erklärt. Der Bestimmungsschlüssel folgt im Anschluss an die Genusdefinition und geht der Sammlung der Artbeschreibungen voraus.

#### 1. ZUR GENUS-UNTERTEILUNG.

Die Unterteilung des artenreichen Genus *Drosophila* durch STURTEVANT (1939, 1942) basiert auf einem sorgfältigen, morphologischen Vergleich von 56 Arten. STURTEVANT

wählte zum Bestimmen der relativen Verwandtschaftsnähe 33 geeignete Körpermerkmale, darunter auch Merkmale der inneren Geschlechtsorgane, der Ausbildung der Malpighischen Gefässe und die Zahl der Eifilamente. Der relative Verwandtschaftsgrad äussert sich in der Anzahl von Merkmalen, in deren Ausbildung die betreffenden Formen übereinstimmen. Die von STURTEVANT unterschiedenen Gruppen sind insoweit natürlich, als für jede eine Korrelation „guter“ Merkmale kennzeichnend ist. Vier Fälle, die ausserhalb des Korrelationsschemas (1942) zu stehen kommen und damit ihre Sonderstellung beweisen, wurden als Subgenera klassifiziert (*Hirtodrosophila*, *Pholadoris*, *Dorsilopha* und *Phloridosa*).

Der Klassifizierung von STURTEVANT steht die weniger gut begründete von DUDA gegenüber. DUDA liess sich zur Einordnung von *Drosophila*-Arten in neue Subgenera durch jeweils eines, ihm wichtig scheinendes Merkmal der äusseren Morphologie verleiten. Zum Aufstellen des Subgenus *Acrodrosophila* genügte ihm das Vorkommen von Präsuturalborsten bei *D. testacea*. Im Subgenus *Paradrosophila* vereinigte er so weit voneinander entfernte Arten wie *D. annulimana* und *D. inversa*, nur weil beide Arten Präscutellarborsten besitzen. Bereits nächst verwandte Arten von *D. annulimana* zeigen dieses Merkmal nicht (PAVAN und DA CUNHA, 1947).

In der vorliegenden Arbeit wurde die Klassifizierung DUDAS fallen gelassen und alle in der Schweiz gefundenen Arten in die von STURTEVANT unterschiedenen Subgenera und Gruppen eingeordnet.

Die Verdienste DUDAS um die *Drosophila*-Systematik erleiden trotz dieser Feststellungen und des Abrückens von seiner Arbeitsweise keine Einbusse. DUDA verarbeitete nicht nur frischgefangenes Material, sondern sichtete und beschrieb weit verstreutes Museumsgut und übernahm die mühsame Arbeit des Sammelns von älteren Literaturzitaten. In seinen Publikationen findet sich eine grosse Anzahl guter Beschreibungen von Arten aus Europa, Sibirien, Sumatra (1926), Costa-Rica, Australien (1931) und Südamerika (1927). Für meine ersten Bestimmungsarbeiten bildeten seine Darstellungen (1935) ein unschätzbares Hilfsmittel. Die Leistung DUDAS ist um so grösser, als sie sich nicht nur über das Genus *Drosophila*, sondern über die ganze Familie der *Drosophiliden* erstreckt und somit auch eine Grundlage für spätere, über das Genus *Drosophila* hinausgehende Bearbeitungen bildet.

## 2. BERÜCKSICHTIGTE ARTEN.

In die Sammlung von Artbeschreibungen sind nur die in der Schweiz festgestellten Arten des Genus *Drosophila* aufgenommen. Berücksichtigt wurden alle Arten, die in einer für eine morphologische Untersuchung hinreichenden Anzahl gefangen wurden, gleichviel, ob sie züchtbar waren oder nicht. KIKKAWA und PENG (1938) und DOBZHANSKY und PAVAN (1943) beschrieben nur Arten, von denen ihnen lebende Individuen zur Verfügung standen. In artenreichen Gebieten geht es an, den im Laboratorium nicht züchtbaren Teil der *Drosophilafauna* zu vernachlässigen, jedoch in unserem an Arten relativ armen Land wurde jede gefundene Art als Bestandteil der *Drosophilafauna* in die Untersuchung miteinbezogen, in der Artenliste erwähnt und anhand des lebenden oder konservierten Materials beschrieben.

Von anderen Genera der Familie *Drosophilidae* fing ich nur vereinzelte Individuen weniger Arten<sup>1</sup>. Die verwendeten Fangmethoden sind offenbar nur für den Fang von Arten der Gattung *Drosophila* geeignet. DUDA (1935), PATTERSON (1943) und PATTERSON und WHEELER (1942) beschrieben noch andere *Drosophiliden*-gattungen und deren Arten. In STURTEVANT (1942) sind zusammenfassende Notizen über diese Genera und eine kurze Diskussion über deren Verwandtschaftsbeziehung zu *Drosophila* publiziert.

## 3. ZUCHTMETHODEN.

Nicht alle Arten der Gattung *Drosophila* lassen sich leicht züchten. Arten wie zum Beispiel *D. melanogaster*, *D. hydei* und *D. funebris* pflanzen sich durch eine beliebige Anzahl Generationen hindurch auf einem der gebräuchlichen Standardfutter fort. Andere Arten verlangen besondere Massnahmen zur Erhaltung von konstanten Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen, und weiter Futterzusätze zum Stimulieren der Eiablage und zum erfolgreichen Ablauf der Larvenentwicklung. Von einem dritten Teil der Arten lassen sich mit Hilfe der uns bekannten Methoden überhaupt keine Nachkommen erzielen.

---

<sup>1</sup> *Chymomyza costata*, *Cacoxenus spec.*, *Leucophenga maculata* und *Scaptomyza graminum*.



Je nach dem Grad der Schwierigkeit, den die Zucht einer Art bot, wurden verschiedene Methoden angewandt und Versuche angestellt. Herr K. Weber, Zürich, übernahm im Sommer 1947 die Zuchtversuche, deren Ergebnisse in Form einer tabellarischen Zusammenstellung unten angeführt sind.

Folgende Methoden kamen zur Verwendung:

a) *Standardmethode*. Unter Standardmethode ist das Verfahren zu verstehen, nach welchem in genetischen Instituten *D. melanogaster* gezüchtet wird. Wir benutzten als Behälter konische, etwa 3 Deziliter fassende Gläser und als Nährsubstrat ein Mais-Agar-Futter folgender Zusammensetzung:

Wasser . . . . .	750 g
Agar . . . . .	6 g
Zucker . . . . .	45 g
Mais . . . . .	200 g
Trockenhefe . . . . .	7,5 g
Nipagin-Lösung 1% . . . . .	10 g

Zur Erhaltung der Stämme wurden in Zeitabständen von 14-21 Tagen je 10 Männchen und Weibchen auf frisches Futter umgesetzt.

Die Zuchten wurden bei 18° C in einem Thermostaten gehalten, häufig beobachtet und bei beginnender Verschimmelung oder bakterieller Zersetzung des Substrats auf frisches Futter umgesetzt. Nach dieser Methode konnten wir folgende Arten züchten: *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. pseudoobscura*, *D. hydei*, *D. funebris* und *D. buzzatii*.

b) *Futterschaukel-Methode*. Bei dieser Methode wurde das Futter nicht in Gläser eingefüllt, sondern in aus Aluminiumfolie hergestellten Körbchen von ca. 5 cm Inhalt in saubere Gläser hineingehängt, in denen sich beliebige Mengen von Fliegen befanden. Die Körbchen wurden in Zeitabständen von drei Tagen den Gläsern entnommen und auf Eier hin untersucht. Futterbrocken mit einer genügenden Zahl von Eiern wurden in mit frischem Futter versehene Gläser oder Schalen verbracht, wo die Entwicklung der Larven vor sich gehen konnte.

Diese Methode hat gegenüber der ersten die Vorteile, dass die Fliegen nicht von Flasche zu Flasche umgeschüttelt werden müssen, dass ihnen immer wieder frisches Futter geboten und die Eiablage kontrolliert werden kann.

Die Futtermischung bestand bei der Futterschaukelmethode aus dem oben erwähnten Normalfutter, mit welchem in Wasser aufgeweichte Pilze (handelsübliche, getrocknete Steinpilze, *Boletus edulis*) durchgekocht wurden. Sicher wäre der Zusatz nicht für alle, mit dieser Methode gezüchteten Arten nötig gewesen, doch da es sich um durchwegs schwer züchtbare Arten handelte, die, wie Vorversuche gezeigt hatten, auf Pilzzusatz gut ansprachen, wurde die Pilzbeimengung bei der Futterschaukelmethode konsequent durchgeführt. Folgende Arten



TABELLE 5.

Notizen über Zuchtversuche mit *Drosophila*-Arten.

Arten	Tage zwischen Schlüpfen und Eiablage	Entwicklungszeit in Tagen (Ei bis Imago)	Günstige Zuchttemperatur	Erfolgreiche Methode	Bemerkungen
<i>D. guyénoti</i> . .	9—15	24	18°	F	Schlecht züchtbar. Besondere Beimengungen für Eiablage und Entwicklung günstig. Larvenentwicklung langwierig und äußerst unregelmässig.
<i>D. busckii</i> . .	4	20	25°	S	Leicht züchtbar. Hochgradig polyphage Art, STURTEVANT 1921. Anordnung der Puppen in Reihen nebeneinander.
<i>D. melanogaster</i>	0	9	25°	S	Leicht züchtbar.
<i>D. simulans</i> . .	0	9	25°	S	Leicht züchtbar.
<i>D. subobscura</i> .	4—8	15—18	18°	S, F	Kopuliert nicht im Dunkeln (PHILIPP, etc. 1944).
<i>D. obscuroides</i> .	3—8	ca. 16	18°	S, F	Züchtbar.
<i>D. bifasciata</i> .	6—10	18—22	18°	S, F	Züchtbar.
<i>D. ambigua</i> . .	—	—	—	S	Züchtbar.
<i>D. tristis</i> . . .	—	18	18°	F	Eiablage stimuliert durch Zugabe von Trauben.
<i>D. alpina</i> . . .	—	—	18°	—	Entwicklung nur bis Larvenstadium gediehen.
<i>D. helvetica</i> . .	5	12	18°	F	Stimulieren der Eiablage durch Zusatz. Schwer züchtbar.
<i>D. transversa</i> .	—	—	—	F	Leicht züchtbar.
<i>D. kuntzei</i> . .	ca. 10	16	18°	F	Günstig sind Gemüsebeimengungen, die sich faulig zersetzen ( <i>Allium</i> ).
<i>D. phalerata</i> . .	6—9	17	18°	F	Wie <i>D. kuntzei</i> .
<i>D. littoralis</i> . .	—	ca. 22	18°	F	Stimulierende Zugabe für die Eiablage sehr günstig.
<i>D. unimaculata</i>	—	—	—	—	Zucht gelang nur bis zur 1. Filialgeneration, die keine Eier mehr ablegte.
<i>D. testacea</i> . .	4—7	12	25°	F	Leicht züchtbar.
<i>D. funebris</i> . .	2	15	18°	S	Leicht züchtbar.
<i>D. repleta</i> . .	—	—	—	—	Leicht züchtbar.
<i>D. hydei</i> . . .	3—6	12	25°	S	Leicht züchtbar. Grosse Fertilität.
<i>D. immigrans</i> .	0	14	25°	S, F	Leicht züchtbar.

In der 4. Kolonne: S = Standardmethode (S. ), F = Futterschaukel (S. ). Sind S und F angegeben, so bedeutet dies, dass die Art nach beiden Methoden züchtbar ist, F aber bessere Resultate liefert.

liessen sich nach diesem Verfahren mehr oder weniger gut züchten: *D. repleta*, *D. histrio*, *D. nitens*, *D. unimaculata*, *D. testacea*, *D. busckii*, *S. graminum*, sowie alle Schweizer Arten der *obscura*- und der *quinaria*-Gruppe.

c) **Substratwahl-Methode.** In Zuchtflaschen von Arten, welche auf Standard- und auf Pilzfutter keine oder wenige Eier ablegten, wurden Schienen mit einer Anzahl Näpfchen, in die verschiedenartiges Futter eingefüllt war, eingeschoben. Die Arten konnten sich so das ihnen zur Eiablage am ehesten zusagende Substrat auslesen. *D. repleta* legte beispielsweise ihre Eier fast ausschliesslich auf Rosinen, *D. littoralis* ebenfalls, *D. nitens* auf Lauch (*Allium oleraceum*), Äpfel oder Rosinen und *D. tristis* auf Trauben und Äpfel. Andere Arten, vor allem die der *quinaria*-Gruppe, zeigten innerhalb solcher Versuche eine deutliche Vorliebe für Pilze.

Leider sind diese Versuche zu lückenhaft, als dass aus ihnen bestimmte Schlüsse auf den Nährmittelbedarf der einzelnen Arten und darüber hinaus auf deren in der Natur gewähltes Substrat gezogen werden können. Die Methode ist aber einfach, und die ersten guten Ergebnisse muntern dazu auf, sie zu züchterischen Zwecken weiter zu verwenden und auszubauen. Es wurde eindeutig festgestellt, dass eine Reihe von Arten, darunter *D. phalerata*, *D. kuntzei* und *D. repleta* dem sauer gärenden Standardfutter ein faulig, alkalisch sich zersetzendes vorziehen.

#### 4. METHODEN DER MORPHOLOGISCHEN UNTERSUCHUNG.

Für die morphologische Untersuchung wurde nach Möglichkeit lebendes Material aus Zuchten verwendet. Da aber in der Zeit, in der ich mich der morphologischen Untersuchung ausschliesslich widmen konnte, nur noch wenige Arten in Zuchten zur Verfügung standen, kamen von den andern Arten die während der Fangzeiten in Alkohol (70%) konservierten Individuen zur Verwendung.

Für die Bestimmungsarbeit wie für die subjektive Beobachtung bei morphologischen Untersuchungen stand mir eine Kern-Prismenlupe mit 25- und 50-facher Vergrösserung zur Verfügung.

Sämtliche in den Beschreibungen angegebenen Masse wurden mit Hilfe eines Messokulars genommen.

Dauerpräparate, die ich zum Zeichnen der im Text enthaltenen Abbildungen verwendete, stellte ich auf folgende Weise her:

- a) Mazerieren ganzer Fliegen oder Teile derselben in heisser Kalilauge (KOH, 10%); Wässern in destilliertem Wasser;
- b) Stufenweises Überführen in Alkohol 96%;
- c) Isolieren der wichtigen Teile in Euparal;
- d) Einbetten in Kanadabalsam.

## 5. METHODE DER ARTBESCHREIBUNG.

Die Beschreibung der Arten gestaltete ich so konsequent als möglich nach dem Vorbild von STURTEVANT. Sämtliche Beschreibungen enthalten der Reihe nach Angaben über systematisch wichtige Merkmale der äusseren Morphologie, der innern Geschlechtsorgane, der Malpighischen Gefässe, der Eier und Puppen, dagegen fehlen Angaben über die Chromosomengarnituren. Die ausschliessliche Beschäftigung mit der Fang- und Bestimmungstätigkeit während der beiden Fangsommer, der Verlust einiger Stämme im Herbst 1947 und die Schwierigkeit, einige Arten zu züchten, machten es mir unmöglich, die noch nicht bekannten Chromosomengarnituren der paläarktischen Arten zu bestimmen. Ich hoffe, diese zytologische Arbeit später nachholen zu können.

Die Qualität einer Artbeschreibung erweist sich aus ihrer Verwendbarkeit zur Diagnose. Eine Beschreibung soll deshalb alle Angaben liefern, die die Identifikation von Individuen als zur Art gehörig ermöglichen (MAYR 1942). Die gedrängte Beschreibung nach einer schematischen Reihe konventioneller Merkmale erlaubt dies nicht in allen Fällen (S. 56). KIKKAWA und PENG (1938) und POMINI (1940) gaben zur Erleichterung der Diagnose Abbildungen von Körperteilen, wie zum Beispiel von Vorderbeinen der Männchen und von äusseren Geschlechtsorganen. Merkmale der männlichen Genitalbogen als besonders geeignet zur Diagnose wurden ebenfalls für drei Arten der *funebria*-Gruppe (STALKER und SPENCER, 1939) und für *D. melanica* (MILLER, 1944) bildlich wiedergegeben. FROTA (1945) und MALOGOLOWKIN (1946) legten in ihren systematischen Publikationen über Arten von *Hirtodrosophila* und *Rhinoleucophenga* grossen Wert auf die Ausbildung der äusseren Genitalorgane, und in zwei späteren, morphologischen Arbeiten wurden die Strukturen der chitinierten Teile des männlichen und weiblichen Geschlechtsapparats von *D. melanogaster*, *D. simulans* (SALLES 1947) und *D. ananassae* (MALOGOLOWKIN, 1948) sorgfältig studiert, die betreffende Terminologie festgelegt und damit auch die Grundlage für interspezifische, vergleichend morphologische Studien auf dem Gebiet der *Drosophila*-Geschlechtsorgane gegeben.

Um eine sichere Diagnose zu erleichtern, füge ich einigen



Artbeschreibungen Abbildungen charakteristisch ausgebildeter Körperteile bei und gehe auch im Text nach Bedarf auf einige unkonventionelle oder meist vernachlässigte Merkmale ein.

Für die Beschreibung der Arten *D. phalerata*, *D. kuntzei*, *D. limbata*, *D. histrio*, *D. testacea*, *D. littoralis*, *D. unimaculata* und *D. fenestrarum* verwendete ich Angaben aus DUDA (1935), ergänzt durch eigene Beob-

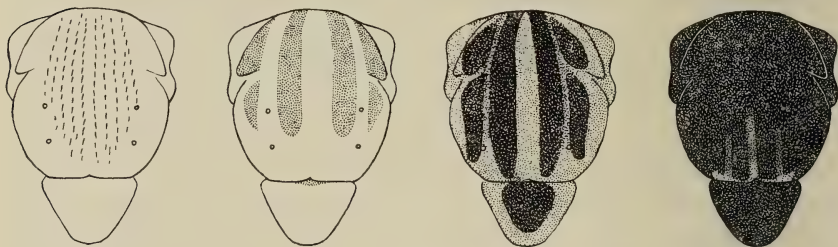


ABB. 2.

Vier Ausfärbungsstadien von *D. ambigua* mit verschiedenen Färbungsmustern auf dem Mesonotum, kurz nach Schlüpfen. (Das dritte Ausfärbungsstadium ist zu kontrastreich gezeichnet.) Vergr. ca. 30 ×.

achtungen. Leicht geänderte Übersetzungen ins Deutsche aus PATTERSON (1943) sind die Beschreibungen von *D. immigrans*, *D. busckii*, *D. melanogaster*, *D. funebris*, *D. transversa*, *D. repleta*, *D. hydei* und *D. simulans*. Die Beschreibung von *D. nitens* ist eine Übersetzung aus BUZZATI (1940). Diese Übersetzungen wurden gegeben, um die in dieser Arbeit vereinigte Sammlung deutschsprachiger Beschreibungen zu vervollständigen.

Die fünf Arten *D. obscuroides*, *D. tristis*, *D. bifasciata*, *D. ambigua* und *D. subobscura* wurden zuletzt von POMINI (1940) beschrieben. In seiner Arbeit nehmen Beschreibungen von Färbung, Streifung und Pubeszenz einen grossen Raum ein. Es stimmt, dass jede Art der Gruppe ihre charakteristische Färbung hat, die zusammen mit der ebenfalls arttypischen Pubeszenz und der Ausdehnung und Anordnung der nicht pubeszenten Stellen auf dem Mesonotum einen für den Kenner durchaus verwendbaren Eindruck schafft. Nun ist es aber schwierig, diesen Eindruck sprachlich eindeutig zu fassen, denn bei den Abweichungen von Art zu Art handelt es sich um Nüancen. Zudem sind die verschiedenen Altersstufen in Bezug auf diese Merkmale stärker voneinander unterschieden als Tiere gleichen Alters, aber verschiedener Artzugehörigkeit. Männchen von *D. bifasciata* und *D. obscuroides* gleichen sich so stark, dass sie auf Grund von Färbungsmerkmalen kaum unterschieden werden können. *D. ambigua*-Individuen



zeigen im Lauf der Ausfärbung als Imagines erst Streifung und gleichen *D. obscuroides*, später verschwindet diese Streifung, um einer einheitlich dunkeln Färbung wie bei *D. subobscura* Platz zu machen (Abb. 2). POMINI erwähnt bei *D. obscuroides* einen starken rötlichen Schimmer auf der vorderen Hälfte des Mesonotums, der aber nach meinen Beobachtungen schwer wahrnehmbar ist und sich je nach Alter des Tieres und Art der Beleuchtung verändert. POMINI beschreibt auf dem Scutellum der gleichen Art zwei paramediane Flecken, ein helles Mittelband und hellen Rand, auf der Stirn beidseits des Ozel-lendreiecks weiterhin ebenfalls hellere Zonen und benützt die beiden Merkmale: heller Scutellumsaum und Ozellensaum, ebenfalls bei den andern Arten. Ich sah bei Tausenden von *obscura*-Tieren aller fünf Arten nie seitlich helle Zonen neben dem Ozellenfleck. Der helle Scutellumsaum ist nur bei jungen Imagines sichtbar, das helle Mittelband bei *D. obscuroides* nie. Ich werde bei den Artbeschreibungen auch versuchen, die Färbungen zu charakterisieren, doch bin ich gezwungen, auf eine wörtliche Wiedergabe der Angaben Pomini's zu verzichten. In meinen Beschreibungen der fünf oben genannten Arten der *obscura*-Gruppe, zu denen ich immerhin so weit als möglich die Daten aus POMINI verwende, fehlen ebenfalls einige in seiner Arbeit erwähnten Angaben über Form der Mesonota und über Borstenbesatz im Bereich des Genitalbogens, dagegen sind einige andere Merkmale beschrieben.

## 6. ZUR VARIATION MORPHOLOGISCHER MERKMALE.

In den Artbeschreibungen sind mehr Körpermerkmale erwähnt, als es die Unterscheidung der Arten in der Bestimmungspraxis verlangt. Schon wenige Merkmale, kurz charakterisiert, erlauben das sichere Bestimmen beschriebener Arten.

Solche „gute“ Bestimmungsmerkmale („Diagnostic characters“, MAYR) sind bei *Drosophila* pro Art oft recht wenige vorhanden. Sie sind die auffallendsten der taxonomischen Merkmale, betreffen meist Färbungs- und Borstenmuster und können für die als biologische Einheit aufzufassende Art ohne jede biologische Bedeutung sein. Es sind diejenigen Merkmale, die in die Bestimmungsschlüssel Aufnahme finden.

Der Zweck einer Artbeschreibung ist jedoch nicht nur, für den Sammler das Bestimmen zu ermöglichen, sondern, eine Art so genau zu charakterisieren, dass vorhandene geographische Rassen oder kryptische Arten erkannt und von den innerhalb von Populationen vorkommenden Variationen unterschieden werden können. Um diesem Zweck zu genügen, enthalten Beschreibungen nicht

nur einige „gute“, sondern darüber hinaus eine Reihe anderer taxonomischer Merkmale, von denen bekannt ist, dass sich in ihnen Artverschiedenheiten am ehesten ausdrücken. Den gleichen Zweck erfüllen Abbildungen auffallend artspezifisch ausgebildeter Körperteile sowie Messungen von Fliegen, bestimmter Körperteile und Berechnungen von Indices.

Die Erscheinungen von individueller Variation in Bezug auf taxonomische Merkmale, von Gruppenvariation und kryptischen Arten wurden von MAYR (1942) erschöpfend diskutiert. Ich beschränke mich darauf, diese für die Systematik wichtigen Variationstypen kurz zu charakterisieren und einige Beispiele aus der *Drosophila*-Literatur anzuführen.

a) *Individuelle Variation*. — Je nach den Milieubedingungen während der Entwicklungszeit, nach der genetischen Konstitution und nach dem Alter der Imagines weichen die Tiere einer Population in sämtlichen der Messung oder subjektiven Wertung zugänglichen Merkmalen mehr oder weniger stark von der als Durchschnitt bekannten Norm ab. Am häufigsten fallen Färbungs- und Grössenunterschiede auf. Färbungsunterschiede sind normalerweise vom Alter der Tiere bedingt (Abb. 2). Bei der neotropischen Art *D. polymorpha* variiert die Abdominalzeichnung, genetisch bedingt (DA CUNHA, 1946, 1949), in der Weise, dass drei voneinander stark verschiedene Zeichnungsmuster entstehen. Ein weiterer Fall genetisch bestimmten Färbungsunterschieds ist der bei *D. tristis* vorkommende Geschlechtsdimorphismus in der Flügelfarbe (S. 91). Das genetisch, multifaktoriell bedingte, inkomplet rezessive Merkmal „trident“ bei *D. melanogaster* (S. 78), eine braune Zeichnung auf dem gelben Mesonotum, kann mehr oder weniger deutlich, in Extremfällen unsichtbar oder schwarz sein.

Fälle extremer Grössenvariation werden bei jeder intensiven Sammeltätigkeit beobachtet. Ich fand neben maximal grossen Individuen von *D. melanogaster* solche von kaum halber normaler Körpergrösse.

Nicht analysierte Fälle von starker, individueller Variation können zu Beschreibungen nicht existierender Arten führen oder anderseits dazu, dass gute, kryptische Arten als Varietäten in die Literatur eingehen (*D. tristis*).

b) *Unterschiede zwischen geographisch getrennten Populationen* (Gruppenvariation). — Unterschiede zwischen geographisch getrennten Populationen sind im Allgemeinen weniger auffallend, aber evolutionstheoretisch interessanter als die den Sammler meist beschäftigende individuelle Variation und bilden ein weites Feld für populationsgenetische Untersuchungen mit genetischen, zytologischen und biometrischen Methoden.

Durch grosse Entfernung oder irgendwelche Barrieren getrennte Populationen differenzieren sich genetisch. So zeigen räumlich getrennte Populationen von *D. melanogaster* verschiedene Frequenzen von Letalfaktoren (IVES 1945, DUBININ 1947; Zusammenfassung in SPENCER 1947). Die bestuntersuchte Serie von Gruppenvariation lieferte DOBZHANSKY (1944) durch seine zytologischen Untersuchungen über die Frequenz von bestimmten Genanordnungen („gen arrangement“) in verschiedenen Populationen von *D. pseudoobscura*. Dass sich die genetische Differenzierung auch in einer morphologischen auswirkt oder zumindest die Auswirkungen der Milieueinflüsse modifiziert, ist anzunehmen.

Fälle von morphologischer Differenzierung von Populationen wurden biometrisch untersucht. Stämme der beiden Arten *D. willistoni* und *D. paulistorum* aus verschiedenen Teilen Brasiliens zeigten bei „guten“ Bestimmungsmerkmalen grosse quantitative Unterschiede (BURLA, BRITO DA CUNHA, CORDEIRO, DOBZHANSKY, MALOGOLOWKIN und PAVAN, 1949). In Nordamerika zeigt *D. robusta* in den für die Populationen berechneten Durchschnitten einiger ausgewählter Körpermasse einen Nord-Süd-Gradienten, welcher für einige Masse mit dem Gradienten der mittleren Jahrestemperatur statistisch gesichert korreliert und von einem Nord-Süd-Gefälle der Inversionsfrequenz begleitet ist. Wie die drei Erscheinungen: verschiedenes Milieu, genetische Differenzierung, morphologische Gruppen-Variation kausal verknüpft sind, kann hier nicht diskutiert werden. Die Ausführungen sollen die Erwartung begründen, dass Populationen mancher Arten auch in der an Klimatypen reichen Schweiz auf eine der Untersuchung zugängliche Weise genetisch und morphologisch differenziert sind.



c) *Kryptische Arten*. — Als kryptische Arten (DARLINGTON 1940; „sibling species“, Mayr) gelten nach der Definition von MAYR (1942) sympatrische Formen, welche morphologisch einander sehr ähnlich, aber reproduktiv voneinander isoliert sind und spezifische, biologische Eigenschaften besitzen.

Bis zur Entdeckung durch BUZZATI und Beschreibung durch POMINI blieben die relativ häufigen Arten *D. bifasciata* und *D. ambigua* unbekannt und wurden wahrscheinlich jeweils als *D. obscura* Fallén oder *D. subobscura* Collin bestimmt. Auch heute noch ist *D. ambigua* schwer unterscheidbar von *D. subobscura*, und *D. bifasciata*-Männchen gleichen den Männchen von *D. obscuroides* in fast allen Merkmalen, so dass für jedes der beiden Artenpaare die Formen als kryptisch bezeichnet werden können. Eine weitere kryptische Art der Gruppe ist *D. tristis*, deren Weibchen mit denen von *D. bifasciata* morphologisch fast identisch scheinen.

Im neotropischen Gebiet bilden *D. willistoni*, *D. paulistorum*, *D. aequinoxialis* und *D. tropicalis* eine Gruppe schwer unterscheidbarer, kryptischer Arten (BURLA et al. 1950). Mit dieser Gruppe ist der Besitz tropischer und subtropischer Gebiete an kryptischen Arten keineswegs erschöpft, und weitere Fälle warten auf Bearbeitung.

Wohl das morphologisch best untersuchte und schwerst unterscheidbare Paar kryptischer Arten bilden *D. pseudoobscura* und *D. persimilis*. *D. persimilis* wurde auf Grund eines Kreuzungstests als separate Art aufgefasst und publiziert (DOBZHANSKY, 1944). Dass sich der Autor damit im Recht befand, bewiesen eine Reihe nachträglicher, zytologischer, ökologischer und biometrischer Beobachtungen. REED und REED (1948) berechneten einen Flügelindex, der für jede der beiden Arten verschiedene Werte ergab. Die beiden sympatrischen Arten bilden zwei biologisch separierte Einheiten mit verschiedenem ökologischen Verhalten und einem verschiedenen Gut an Genanordnungen.

Als Art wird eine Form dann bezeichnet, wenn ihr Genaustausch mit anderen Formen durch arteigene Isolationsmechanismen („reproductive isolation“) wirksam unterbunden ist (MAYR, 1948). Der Kreuzungstest ist das praktische Mittel, den Isolationsgrad einer Art experimentell zu bestimmen, doch soll das Ergebnis durch Suchen nach natürlich vorkommenden Hybriden gestützt werden, da Kreuzbarkeit im Laboratorium



(„crossability“) noch keinen Aufschluss über das Verhalten der Formen in der Natur gibt. Eine Artdefinition, die auf Grund der letzten populationsgenetischen Ergebnisse, vor allem dem vergleichenden Studium von Isolationsmechanismen, entwickelt wurde und für den Systematiker ein wertvolles Hilfsmittel darstellt, ist die von MAYR (1948):

„Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups.“

Der traditionelle, morphologische Artbegriff wird weiterhin für die meisten Insektenordnungen der einzig praktische sein, doch sollte er in allen Fällen, in denen das Untersuchungsmaterial in der Natur einer sorgfältigen Beobachtung zugänglich und im Laboratorium für Kreuzungsexperimente geeignet ist, dem biologischen Artbegriff weichen.

#### 7. DIE IN DEN BESCHREIBUNGEN BERÜCKSICHTIGTEN TAXONOMISCHEN MERKMALE (Abb. 3—8).

In den Beschreibungen wurde durchwegs die Terminologie STURTEVANTS (1942) verwendet. Bezeichnungen der einzelnen Teile der Geschlechtsapparate gehen auf SALLES (1947) zurück. Die nachfolgende Erklärung der Begriffe ist nach der in den Artbeschreibungen eingehaltenen Reihenfolge geordnet. Angaben über das Variieren der Merkmale innerhalb des Genus *Drosophila* sind in STURTEVANT (1942) enthalten.

*Arista*: Fühlerborste, inseriert auf dem 3. Fühlerglied. Die Arista ist innerhalb des Genus meist terminal gegabelt. Beim Bestimmen der Borstenzahl wird die *Endgabel* als 2 Borsten mitgezählt.

*Fühler*: das erste Glied liegt hinter dem zweiten versteckt, das zweite trägt einige Borsten. Das dritte Glied ist schwächer chitinisiert, meist dunkler, gleichmässig fein behaart und trägt die Arista.

*Stirn*: reicht von der Stirnspalte oberhalb der Antenneninsertion bis zum Scheitel, der das *Ozellendreieck* trägt. Die *Stirnbreite* wird unmittelbar über der Stirnspalte gemessen und mit der Breite des ganzen Kopfes verglichen, die ebenfalls auf der Höhe der Bogenhaht gemessen wird.

**Orbiten:** schmale, in der Chitinstruktur von der übrigen Stirnfläche verschiedene und darum meist stärker glänzende Leisten, die, auf dem Scheitel beginnend, den Augenrändern nach vorn folgen und im vorderen Stirnbereich in der Regel etwas von den Augen nach

der Stirnmitte hin abweichen. Sie tragen im vorderen Teil die drei Orbitalen und auf dem Scheitel zwei Vertikalborsten.

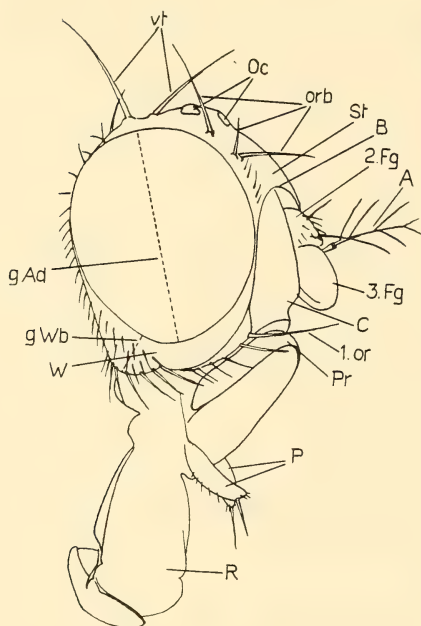


ABB. 3.

Kopf einer *Drosophila* (*D. bifasciata*, rechter Fühler entfernt).

A = Arista, B = Bogennaht (halbkreisförmige Stirnspalte), C = Carina, Fg = Fühlerglied, gAd = grösster Augendurchmesser, gWb = grösste Wangenbreite, Oc = Ocellen, 1. or = erste Oralborste (Vibrisse), orb = Orbitalborsten, P = Maxillarpalpen, Taster, Pr = Prälabrum, R = Rüssel, St = Stirn, vt = Vertikalborsten, W = Wange. Vergr. 55 ×.

**Ozellendreieck:** trägt die 3 Ozellen und an Borsten die zwei Ozellaren und die zwei Postvertikalen, ist etwas erhöht und ähnlich wie die Orbiten chitinisiert.

**Stirnstriemen:** bei wenigen Arten deutliche, strukturell differenzierte und meist faltige Striemen, die auf dem Scheitel jederseits zwischen Ozellendreieck und Orbiten beginnen, schräg nach vorn laufen und sich vor dem Ozellendreieck treffen.

**Orbitale:** 3 Orbitalborsten, die auf dem vorderen Teil der Orbiten inserieren. Die erste Orbitale ist prokliniert, die beiden andern rekliniert. Die mittlere Orbitale, das heisst die erste reklinierte, ist immer kürzer als die andern, beiden und kann in Ausnahmefällen auf der gleichen Höhe der ersten oder sogar wenig vor ihr stehen.

**Oralborsten:** längs des Mundrandes inserierte Borsten. Die erste ist immer die längste und stärkste (Vibrisse). Das Längenverhältnis der zweiten zur ersten wird als Beschreibungsmerkmal verwendet.

**Gesicht:** der Bereich zwischen Stirnspalte und Oberlippe, der in der Medianen zur Carina aufgewölbt ist, beidseits der Carina die Fühler trägt und von deren 2. und 3. Gliedern meist verdeckt bleibt.

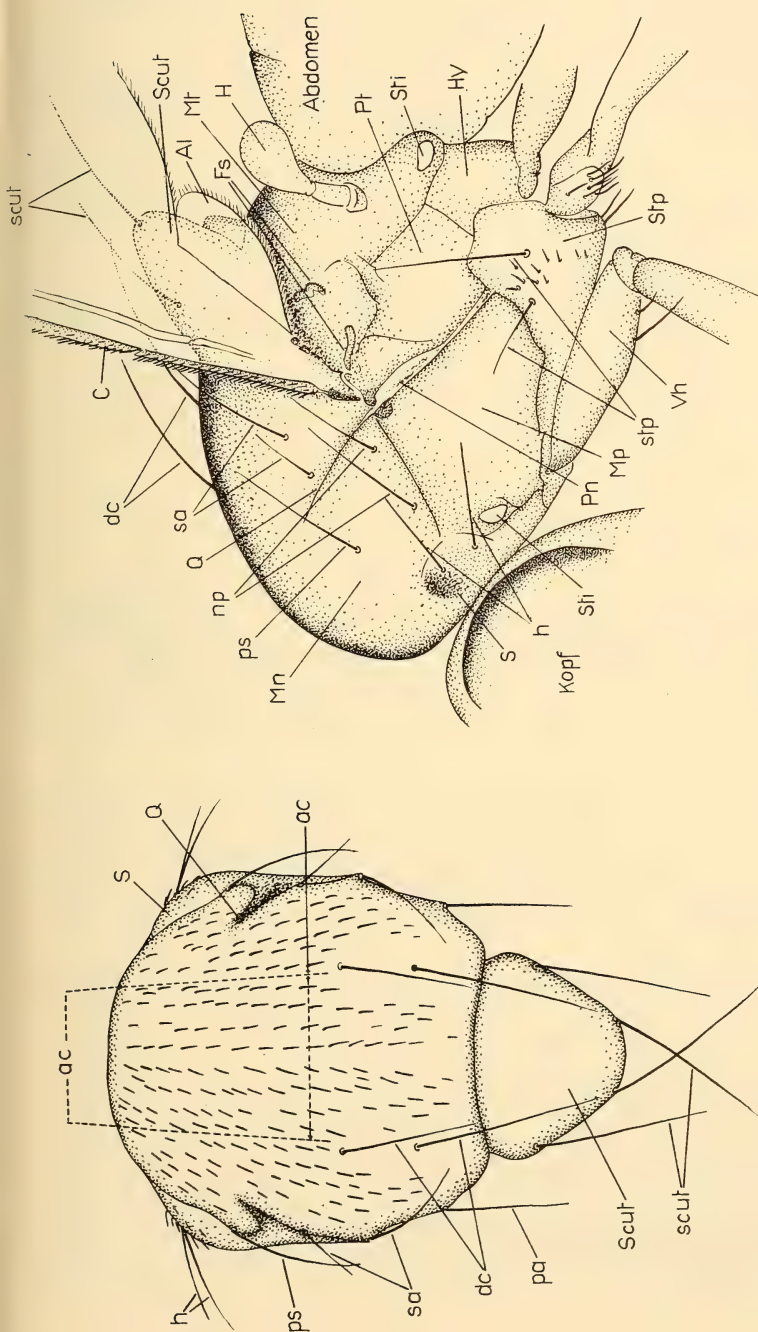


ABB. 4.

Thorax (*D. obscuroides*).

Al = Alula, C = Costa, Fs = rudimentäre Flügelerschüppchen, H = Haltere, Schwingkölbchen, Hy = Hypopleurum, Mn = Mesonotum, Mp = Mesopleurum (ohne Borsten!), Mt = Metanotum, Pn = Pleuralnaht, Pt = Pteropleurum, Q = Quernaht, S = Schulter, Scut = Scutellum, St = Stigma des Meso- und Metanotums, Stp = Sternopleurum, Vh = Vorderhüfte.

*Palpen*: Maxillarpalpen, inserieren auf der basalen Hälfte des Rüssels, variieren je nach Art in der Form und im Bestand an apikalen und lateralen Borsten.

*Carina*: nasenförmige, mediane Vorwölbung im Gesicht, reicht meist bis kurz oberhalb der Oberlippe und separiert die beiden Fühler voneinander.

*Wangen*: die grösste Wangenbreite wird gemessen längs einer Senkrechten, die von der hintern, untern Ecke des Kopfes zum Augenrand gefällt wird.

*Mesonotum*: Thoraxoberseite vom Scutellum bis zum Hals.

*Schultern*: Vorwölbungen beidseits des Mesonotum-Vorderrands, tragen meistens zwei Borsten (Humerale).

*Quernaht*: vor den Flügelwurzeln aufsteigende Naht, als Einkerbung auf die seitlichen Ränder des Mesonotums im Bereich der halben Mesonotumlänge verlängert.

*Pleuren*: Thoraxseiten.

*Scutellum*: der hinterste, schildförmig ausgebildete, vom vordern Teil durch einen Einschnitt abgegrenzte Teil des Mesonotums.

*Akrostichalhaare*: in Reihen geordnete Haare auf dem Mesonotum im Bereich zwischen den Haarreihen, in denen die Dorsozentralen inserieren. Die Zählung der Akrostichalhaar-Reihen erfolgt auf der Höhe der vorderen Dorsozentralen.

*Dorsozentrale*: zwei Paare längerer Borsten auf dem Mesonotum, hinter der Quernaht inseriert.

*Präscutellare*: zwei deutlich verlängerte Akrostichalhaare vor dem Einschnitt, der das Scutellum von dem übrigen Mesonotum trennt.

*Scutellare*: zwei Paare langer Borsten, auf Scutellumseiten- und Hinterrand inseriert. Das hintere Paar ist immer gekreuzt, das vordere Paar konvergierend, parallel gerichtet oder divergierend.

*Sterno-Index*: Längenverhältnis der vorderen zur hinteren (grösseren) Sternalborste, welche unter der Flügelwurzel auf einer der Pleurenplatten (Sternopleura) inseriert sind.

*Geschlechtskämme*: Reihen von Zähnen, die in artspezifisch modifizierter Anzahl, Ausbildung und Stellung auf dem ersten (*D. melanogaster* und *D. simulans*) oder auf den ersten beiden, proximalen Tarsengliedern (*obscura*-Gruppe) der Vorderbeine von Männchen vorkommen. Bei anderen Arten fehlt dieser Geschlechtsdimorphismus oder ist anders und weniger auffällig ausgebildet (*D. immigrans*, *D. hydei*, *D. phalerata*).

*Apikale und Präapikale*: Borsten auf Tibien.



**Flügel-Indices:** Längenverhältnisse bestimmter Flügelader-Abschnitte. Alle variieren artspezifisch; Angaben sollten Durchschnittswerte sein oder die Variationsbreite nennen. Gemessen werden nicht die wirklichen Längen der meist gekrümmten Aderabschnitte, sondern die geraden Verbindungslinien der Endpunkte.

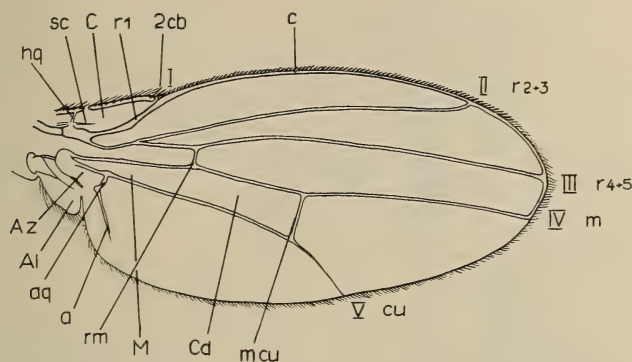


ABB. 5.

Flügel (*D. obscuroides*).

Die Adern: a = Analis, c = Costa, cu = Cubitus (V. Längsader), aq = Analquerader, hq = Humeralquerader, m = Media (IV. Längsader), r = Radius, rm = proximale oder vordere Querader (Duda: ta), mCu = distale Querader (tp); übrige Teile: Al = Alula, Az = Analzelle, cb = zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch, C = Costalzelle, Cd = Discoidealzelle, sc = Subcosta. Vergr. 22 ×.

**Costal-Index:** Länge des zweiten Costalabschnitts geteilt durch Länge des dritten.

**4th-vein-Index:** Länge des distalen, vierten Abschnitts der 4. Längsader (Media) geteilt durch Länge des dritten.

**4c-Index:** Länge des dritten Costalabschnitts geteilt durch Länge des dritten Mediaabschnitts.

**5x-Index:** Länge des distalen, dritten Cubitusabschnitts geteilt durch Länge der distalen Querader.

**Abdominaltergite:** Chitin-Rückenschilder des Hinterleibs.

**Abdominalsternite:** Bauchschilder des Hinterleibs; schwach chitinisierte Platten, die von den Tergiträndern durch breite Intersegmentalhäute isoliert sind.

**Analplatten:** Chitinplatten beidseits des Afterspalt. Die Analplatten der Weibchen stehen dorsal der Vaginalplatten als deutlich sichtbare Afterpapille vor. Der Afterspalt der Männchen verläuft in der Medianebene des Körpers, der Afterspalt der Weibchen steht senkrecht zu ihr.

*Genitalbogen*: nur beim Männchen vorkommende Tergitspange (9. Tergit), die sich von dorsal über lateral bis ventral erstreckt, die Analplatten umschließt und an ihren beiden, auf der Ventralseite des Tieres sich gegenüberstehenden Enden arttypisch ausgebildete Fortsätze (Forcipes) mit Borstenmustern trägt.

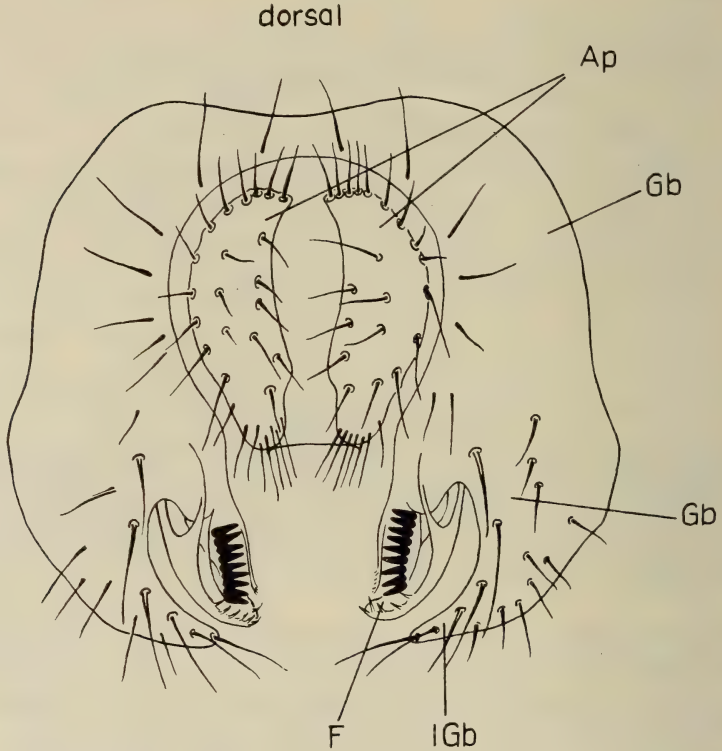


ABB. 6.

Männlicher Genitalbogen (*D. obscuroides*).

Ap = Analplatten, F = Forceps, Gb = Genitalbogen (9. Tergit), IGb = laterales Ende des Genitalbogens (valvula lateralis Gleichauf). Vergr. 238 ×.

*Forcipes*: zwei klammerförmige Teile des männlichen Genitalapparats, die durch eine schwer sichtbare Brücke (ponte, FROTA) miteinander verbunden und mit dem Genitalbogen mehr oder weniger innig verwachsen sind und die durch Reihen schwarzer Zähne, welche gegen die Körpermediane des Tieres gerichtet und je nach Art stark verschieden sind, auffallen. Vergleichend morphologisch ist noch nicht entschieden, ob die Forcipes Anhänge des Genitalbogens (des 9. Tergits) oder stark modifizierte Teile eines selbständigen, 10. Tergits sind. Synonym zu Forceps sind

„elasper“ (STURTEVANT) und „valvula medialis“ (Gleichauf).

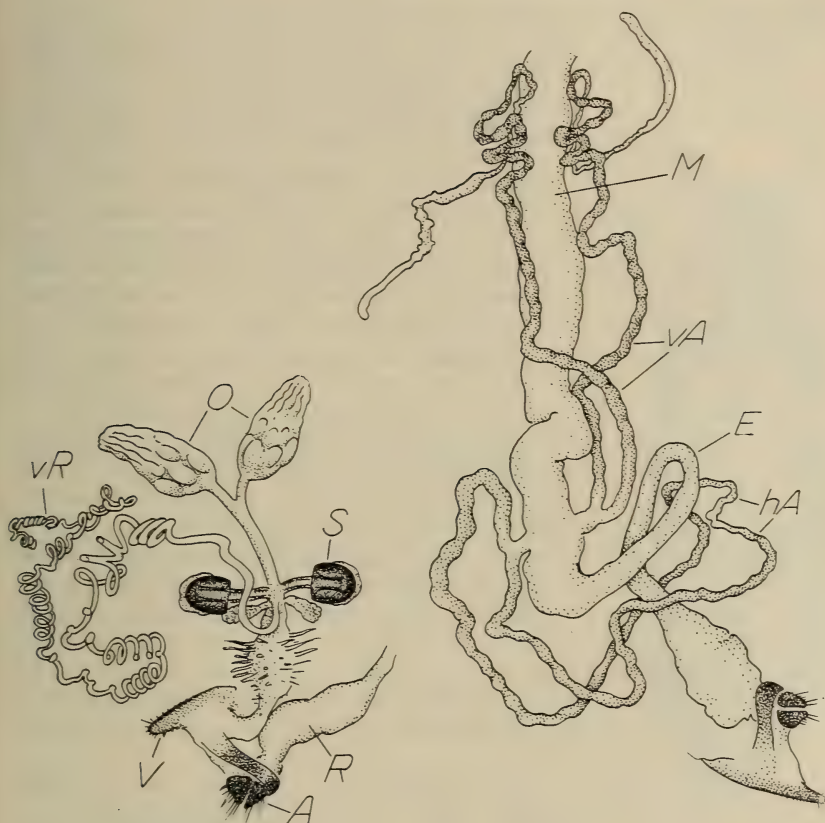


Abb. 7.

Links: weibliche Geschlechtsorgane (*D. littoralis*). A = Afterpapille, O = Ovarien, R = Rectum, S = Spermatheke, vR = ventrales Receptaculum, V = Vaginalplatte. Vergr. ca. 45 ×.

Rechts: Malpighische Gefässe (*D. littoralis*, ♀). hA = die beiden hinteren Arme der Malpighischen Gefässe, terminal miteinander verschmolzen; vA = die beiden vorderen Arme, die weissen Enden sind caudalwärts gerichtet. E = Enddarm, M = Mitteldarm. Vergr. ca. 50 ×.

**Vaginalplatten:** zwei laterale, bei *Drosophila* immer vorstehende Chitinplatten, die ventral der Analplatten liegen und bei den Weibchen den äussern Genitalapparat bilden.

**Körperlänge:** zum Bestimmen der Körperlänge werden bei einigen auf der Seite liegenden Individuen zwei Strecken gemessen und addiert: Länge von Kopf + Thorax (vom Fühler bis zum Schnittpunkt

Metanotum-Abdomen) und Länge des Abdomens (Schnittpunkt Metanotum-Abdomen bis zur Afterpapille).

**Hoden:** die Hoden sind arttypisch und meist auffallend pigmentiert, ihre Farbe ist bei vielen Arten durch die Intersegmentalhaut des Abdomens hindurch wahrnehmbar. Eine Einengung innerhalb des pigmentierten Schlauches trennt einen proximalen von einem distalen Teil. Beide Teile sind je nach Art entweder ungewunden (Abb. 18, S. 87) oder spiralisiert, wobei die Windungsrichtung bei der Einengung wechselt. Bei *D. melanogaster* wurde der proximale Teil als der paarige Teil des Vas deferens erkannt, wahrscheinlich gilt dieser Befund auch bei den andern Arten des Genus.

**Spermatheken:** chitinierte Samenkapseln, Abb. 7.

**Ventrales Receptaculum:** unpaarer, dünn-schlauchförmiger, nicht chitinisierter Samenbehälter (Abb. 7) der Weibchen.

**Malpighische Gefäße:** Abbildung 7.

**Horn-Index:** Länge des Puppentönnchens (ohne vordere Spirakel) geteilt durch Länge der vorderen Spirakel (Spirakelstamm + Aeste).

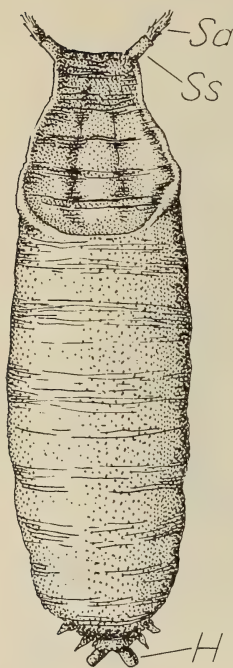


ABB. 8.

Puppe (*D. littoralis*).

H = Hinterstigmen,

Sa = Spirakeläste,

Ss = Spirakelstamm. Vergr.

22 ×.

## 8. DIE STELLUNG DER GATTUNG DROSOPHILA IM SYSTEM DER INSEKTEN.

Die Familie *Drosophilidae* ist eine der zahlreichen (ca. 40) *Acalyptraten*-Familien der Ordnung *Diptera*. Ihre Einordnung ins System erfolgt über folgende Kategorien (ENDERLEIN, 1936):

Ordnung *Diptera*, Zweiflügler,

Unterordnung *Cyclorhapha*.

Familie *Drosophilidae*.

Die cyclorhaphen Dipteren erkennen wir an ihren **Fühlern**, die aus zwei **Basalgliedern** und einem **dritten, eine Fühlerborste tragenden Glied** bestehen, weiter an ihren **acephalen Larven** und ihren **Tonnenpuppen**. Die Stirn der Imagines ist stets durch eine halbkreisförmige, quere Spalte, die **Bogennaht**, vom darunterliegenden, die Fühler tragenden Gesicht abgegrenzt. Die schlüpfenden Imagines sprengen durch



Auspressen einer **Stirnblase**, die durch die Bogennaht austritt, aus der Puppe einen mehr oder weniger kreisförmigen Deckel.

*Gruppe Schizophora.*

Die Bogennaht auf der Stirn der Imagines erscheint besonders deutlich bei den *Schizophora*.

*Untergruppe Acalyptata.*

Bei den *Acalyptata* sind die zwischen Flügel und Schwingkölbchen zu suchenden **Flügelschüppchen klein oder fehlen** ganz.

Im Bestimmungsschlüssel von ENDERLEIN führt folgender Passus zur Familie *Drosophilidae*: «Konvergente bis gekreuzte Postvertikalborsten (Occipitalborsten) vorhanden. 1—3 Sternopleuralborsten. Von den höchstens 2—3 oberen Orbitalborsten ist stets eine nach vorn gebogen und meist aus der Längsreihe herausgerückt. Vibrissen vorhanden, selten undeutlich. Analis nicht den Flügelrand erreichend, meist stark reduziert.» Die ausführlichere Charakterisierung der höheren Dipterenkategorien findet sich in ENDERLEIN, 1936.

Die Familie *Drosophilidae* wurde von DUDA in verschiedenen seiner Publikationen (1924, 1925, 1935) eingehend beschrieben. STURTEVANT (1921) charakterisierte die Familie ebenfalls und grenzte sie gegen die nächststehenden, acalyptraten Familien ab. Da ich in der vorliegenden Arbeit lediglich die Gattung *Drosophila* berücksichtigte, verzichte ich darauf, eine Beschreibung der Familie *Drosophilidae* wiederzugeben.

Über die systematische Unterteilung der Familie sowie über die Einordnung gewisser Genera sind die Ansichten je nach Autor verschieden (STURTEVANT, 1921, HENDEL 1928, DUDA 1935, ENDERLEIN 1936). STURTEVANT (1921) unterschied 22 Genera, darunter das Genus *Drosophila*, für welches ich seine Charakteristik aus PATTERSON 1943 entnehme, wo sie in leicht revidierter Form wiedergegeben ist.

## 9. DAS GENUS *Drosophila* Fallén, 1823. STURTEVANT 1921.

### a) *Genusdefinition.*

PATTERSON 1943.

Typus: *junebris* (Fabr.) Fallén, nach CURTIS (1833).

**Arista** gefiedert. **Vibrissen** und **Ocellaren** vorhanden. **Drei Orbitale**, die unterste prokliniert, die zwei oberen rekliniert, die mittlere kleiner als die andern beiden. **Postvertikale** lang. Eine oder mehr **Humerales**, eine **Präsuturale**, zwei **Notopleurale**, zwei **Supraalare**, zwei **Postalare**, eine bis drei **Sternopleurale**. **Mesopleuren** kahl. **Zwei Paare Dorsozentrale** (drei Paare Dorsozentrale in der *polychaeta*-Gruppe des Subgenus *Drosophila*). **Präscutellare** meist fehlend

(vorhanden bei *D. nitens* und *D. guyénoti*, *victoria*-Gruppe. Verlängerte Akrostichalhaare im präscutellaren Bereich zeigen unter andern auch einige Arten der *repleta*-Gruppe). **Zwei Paare Scutellare, die hinteren gekreuzt. Scutellumfläche ohne Borsten.** Costa proximal mit zwei Brüchen, bis zur Media (IV. Längsader) reichend. Zwei kleine Borsten auf der Costa, unmittelbar vor dem zweiten Costalbruch. Discoidalzelle mit der hinteren Basalzelle verschmolzen. Analzelle vorhanden, meist unvollständig. Präapikale mindestens auf den Tibien des dritten Beinpaares. **Akrostichalhaare vor der Quernaht in sechs oder mehr Reihen**, zwischen den vorderen Dorsozentralen in vier oder mehr Reihen.

Nur zwei Reihen Akrostichalhaare besitzt *Scaptomyza graminum*. Diese Art ist in der Schweiz wahrscheinlich nicht selten, lässt sich aber kaum durch den gebräuchlichen *Drosophila*-Köder anlocken. Ich fing beim Streifen mit dem Streifnetz über einer Wiese bei Schuls (Unterengadin) 66 Individuen der Art, dagegen mit der Kübelmethode nur je ein Individuum in Reichenau, Wädenswil und Altenrhein. Die Genera *Scaptomyza* und *Drosophila* sind nah verwandt. PATTERSON (1943) und DUDA (1935) gaben Beschreibungen der von ihnen registrierten Arten von *Scaptomyza*. STALKER verwendete *S. graminum* als genetisches Untersuchungsobjekt (1945).

Ausser durch die zwei Reihen Akrostichalhaare zwischen den vorderen Dorsozentralen ist die Art durch folgende Merkmale charakterisiert (STURTEVANT 1921, STALKER 1945): Hinterkopf stärker konvex als bei *Drosophila*; Thorax, Abdomen und Flügel schlanker. Ungefleckte Flügel. Mesonotum matt, gelbbraun, mit zwei graubraunen Längsstreifen. Die Arten des Genus sind Blattminierer, entwickeln sich aber auch in verschiedenen Früchten und Gemüsepflanzen.

b) *Bestimmungsschlüssel der in der Schweiz vorkommenden Drosophila-Arten.*

- |   |    |
|---|----|
| 1. Mesonotum gelb . . . . .   | 2  |
| — Mesonotum grau, jede Borste mit dunklem Basisfleck . . .  | 9  |
| — Mesonotum braun <sup>1</sup> bis schwarz . . . . .  | 11 |
| 2. Vier Reihen Akrostichalhaare auf der Höhe der vorderen Dorsozentralborsten. Carina nur im oberen Gesichtsteil vorstehend |    |
| <i>fenestrarum</i> (S. 123)   |    |
| — Sechs bis acht Reihen Akrostichalhaare . . . . .  | 3  |

<sup>1</sup> Das Mesonotum von *D. testacea* ist gelb bis braun; die Art ist im Schlüssel unter 2 eingeordnet.

3. Arista unten nur mit einem langen Strahl, der distal kurz hinter der Endgabel abzweigt. Mesonotum matt gelbbraun, mit dunkelbraunem Längsstreif, der im Bereich der Dorsozentralen am breitesten ist. . . . . *pallida* (S. 124)
- Arista unterseits mit mehr als einem Strahl. Mesonotum anders gefärbt . . . . . 4
4. Tiere klein, schlank, gelb. Drei deutliche, braune bis schwarze Längsstreifen auf dem Mesonotum, der mittlere Streif vor dem Scutellum zweigeteilt. Schwarze Flecken auf den Abdominaltergiten . . . . . *busckii* (S. 75)
- Tiere klein, gedrunken, rötlich-gelb. Mesonotum ohne dunkelbraune Zeichnung. Abdominaltergite mit dunkeln, in der Mitte nicht unterbrochenen, schwarzen Hinterrandbinden . . . . . 5
- Tiere klein, gelb bis braun. Auf dem Mesonotum vor der Quernaht und in akrostichaler Position ein Borstenpaar . . . . . *testacea* (S. 111)
- Tiere grösser, anders als oben beschrieben . . . . . 6
5. Enden des männlichen Genitalbogens mit muschelförmigem Vorsprung (Abb. 14, S. 82) . . . . . *simulans* (S. 81)
- Genitalbogen mit kleinem, zahnförmigen Vorsprung . . . . . *melanogaster* (S. 77)
6. Innerer apikaler Teil der Vorderfemora mit einer der Femurachse parallel inserierten Reihe kleiner, schwarzer Dörnchen (Abb. 37, S. 120) . . . . . *immigrans* (S. 119)
- Ohne Dörnchen auf Vorderfemora. . . . . 7
7. Auf jedem Hinterleibstergit beidseits einer gelben Medianlinie je ein grosser, dunkler Dreiecksfleck (Abb. 38, S. 121) . . . . . *histrion* (S. 121)
- Andere Hinterleibszeichnung. Flügelqueradern beschattet . . . . . 8
8. Auf jedem Tergit beidseits des gelben Medianstreifs je eine dunkle Hinterrandbinde mit mehr oder weniger geradlinig begrenztem Vorderrand (Abb. 31, S. 104). 8 Reihen Akrostichalhaare . . . . . *kuntzei* (S. 104)
- Die Hinterrandbinden der Tergite undeutlich, nach den Seiten verschmälert; breiter, gelber Medianstreif (Abb. 33, S. 106). Die ersten beiden Oralborsten etwa gleich lang . . . . . *limbata* (S. 105)
- Jede Hinterrandbindenhälfte in zwei einzelne Flecken geteilt, auf jedem Tergit also 4 schwarze Flecken nebeneinander (Abb. 27, S. 101) . . . . . *transversa* (S. 101)
- Je zwei seitliche Hinterrandbindenflecken mindestens auf dem 3. Tergit noch miteinander verbunden. (Abb. 28, S. 102). Zweite Orale halb so lang wie die erste . . . . . *phalerata* (S. 102)
9. Arista unterseits nur mit einem langen, proximal stehenden Strahl. Flügelqueradern beschattet. Wangen gelb, an der breitesten Stelle fast halb so breit wie der längste Augendurchmesser. Hinterbeine



- der Männchen am ersten Tarsenglied basal mit grosser, zahnförmiger Erweiterung (Abb. 40, S. 126) . . . *nigrosparva* (S. 125)
9. Arista unten mit mehr als einem langen Strahl. Flügelqueradern unbeschattet. Wangen im Verhältnis zur Augengrösse schmaler 10
- 10.<sup>1</sup> Erster Costalabschnitt apikal schwärzlich. Dunkles Flügelgeäder. Vordercoxen dunkel. Costalindex ca. 3,0. Wangenbreite ca.  $\frac{1}{4}$  des Augendurchmessers . . . . . *repleta* (S. 115)
- Apex des ersten Costalabschnitts und Flügeladerfarbe wie bei *D. repleta*, doch Vordercoxen hell. Costalindex ca. 2,6. Wangenbreite ca.  $\frac{1}{3}$  des Augendurchmessers. . . . . *buzzatii* (S. 118)
- Erster Costalabschnitt apikal nicht dunkler. Flügelgeäder gelblich. Costalindex ca. 3,4. Vordercoxen hell. Männchen mit langen Haaren an den Vordertarsen. Wangenbreite ca.  $\frac{1}{3}$  des Augendurchmessers *hydei* (S. 116)
11. Zwei Reihen Akrostichalhaare . . . *Scaptomyza graminum* (S. 66)
- 6—8 Reihen Akrostichalhaare . . . . . 12
12. Präscutellarborsten vorhanden. Carina unten kugelig verdickt 14
- Ohne Präscutellarborsten. Carina schmal oder breit, aber unten nicht kugelig verdickt . . . . . 13
13. Gross, braun, Mesonotum rotbraun, ohne Längsstreifung. Erste zwei Tergite mit undeutlicher, gelber Medianlinie. Hinterrandbinden auf den ersten Tergiten undeutlich sichtbar in der Medianen verschmälert oder unterbrochen. Arista mit ca. 12 Strahlen. Endabschnitt des Cubitus (5. Flügellängsader) etwa gleichlang wie distale Querader. Flügelqueradern unbeschattet. Männchen ohne Geschlechtskämme . . . . . *junebris* (S. 113)
- Thorax rotbraun oder graubraun mit dunklerer Längsstreifung. Abdominalsternite relativ gross, deutlich abgesetzt, bräunlich. Distale Flügelquerader beschattet. Männchen ohne Geschlechtskämme . . . . . 15
- Anders als oben beschrieben. Kopf, Mesonotum und Abdominaltergite dunkelbraun bis schwärzlich. Vorderbeine der Männchen mit je zwei Geschlechtskämmen. . . . . 16
14. Dunkel graubraun, matt. Orbiten braun wie Stirn oder heller, vorn von den Augenrändern abweichend. Postvertikalborsten gekreuzt. Zweite Orbitalborste ausserhalb der ersten stehend (Abb. 11, S. 73) . . . . . *guyénoti* (S. 72)
- Schwarzbraun, glänzend. Orbiten schwarz, vorn nicht von den Augenrändern abweichend. Postvertikalborsten konvergierend, aber nicht gekreuzt. Zweite Orbitalborste hinter, aber nicht ausserhalb der ersten stehend (Abb. 11, S. 73) *nitens* (S. 70)

<sup>1</sup> Siehe auch S. 114.



15. Mesonotum matt, hell graubraun. Körperlänge ca. 4,5 mm  
*unimaculata* (S. 109)
- Mesonotum dunkel rotbraun. Körperlänge ca. 3,6 mm  
*littoralis* (S. 107)
- 16.<sup>1</sup> Klein, schwarzbraun. Carina nur in der oberen Gesichtshälfte vorstehend. Geschlechtskämme sehr klein, aus je 2—4 Borsten bestehend (Abb. 16, S. 85). Weibchen mit braungesäumten Vaginalplatten (Abb. 25) . . . . . *helvetica* (S. 98)
- Carina bis zur Oberlippe reichend. Geschlechtskämme länger. Vaginalplatten nicht auffallend braun gesäumt. . . . . 17
17. Pleuren und Schultern gelbbraun. Mesonotum grau bereift. Vorderbeine der Männchen mit je zwei sehr langen Geschlechtskämmen (Abb. 16). Vaginalplatten gelb, apikal breit gerundet *alpina* (S. 96)
- Thoraxseiten und Schultern braun oder schwärzlich. Geschlechtskämme kürzer . . . . . 18
18. Auf jedem Taster 2 fast gleichlange Borsten, eine terminale und eine mehr basale (Abb. 21, S. 91). Mesonotum dunkelbraun bis schwarz, in der hinteren Hälfte glänzend. Flügel der Männchen vorn und apikal beschattet (Abb. 21) . . . . . *tristis* (S. 91)
- Nur eine grosse Tasterborste. . . . . 19
19. Kräftige, schwarze Borsten auf Costa reichen bis mindestens zur Hälfte des 3. Costalabschnitts. Mesonotum dunkelgrau, ohne Längsstreifung. Flügel farblos . . . . . *subobscura* (S. 95)
- Kräftige, braune Borsten auf Costa nur bis höchstens  $\frac{2}{5}$  des dritten Costalabschnitts . . . . . 20
20. Mesonotum dunkelgrau, ohne Längsstreifung. Die beiden ersten Vordertarsenglieder der Männchen sind fast gleich lang  
*ambigua* (S. 94)
- Mesonotum dunkelbraun mit 2 noch dunkleren Längsstreifen. Weibchen an den Seiten der 5. und 6. Tergite mit gelblichen Vorderrandflecken . . . . . *obscuroides* (S. 89)
- Weibchen ohne gelbe Flecken an den Tergiten *bifasciata* (S. 92)

### c) Artbeschreibungen.

S u b g e n u s *Hirtodrosophila* Duda. 1924.

STURTEVANT 1942.

Syn.: *Dasydrosophila* Duda (1925 a und b), DUDA (1935).

Typus: *longecrinita* Duda (Formosa). DUDA (1924).

Drittes Fühlersegment lang, mit ungewöhnlich langen Haaren bedeckt. Carina schmal, kurz, auf unterem Gesichtsteil praktisch

<sup>1</sup> Die folgenden Arten gehören der *obscura*-Gruppe an; reichhaltigere Bestimmungsangaben für die Gruppe siehe S. 83.

fehlend. Arista meist unten mit einem Strahl (ausserhalb Endgabel). Sterno-Index ca. 0,5 oder kleiner. Soweit bekannt, sind alle Arten Pilzfresser.

DUDA verzeichnete für das Subgenus zwei paläarktische Arten (S. 34), und weiter eine Reihe orientalischer und neotropischer Formen (DUDA 1924). STURTEVANT (1942) fügte sieben nearktische Arten hinzu.

In der Schweiz wurde noch keine Art des Subgenus gefunden.

**Subgenus *Pholadoris* Sturtevant. 1942.**

STURTEVANT 1942, WHEELER 1949.

Typus: *Drosophila victoria* Sturtevant. 1942.

Dunkle Arten. Präscutellare vorhanden. 4 bis 8 Eifilamente. Hintere Malpighische Gefässe berühren sich mit ihren distalen Enden. Hoden kurz, nicht gewunden. Ventrals Receptaculum kurz, nicht gewunden.

Die Subgenus-Charakteristik STURTEVANTS musste durch einige Streichungen erweitert werden, womit sie nun auch für die beiden Arten *D. nitens* und *D. guyénoti* gilt. Die vollständige Charakteristik berücksichtigt nur die morphologischen Verhältnisse bei *D. victoria* und lautet: „Shining dark species; . . . ; a V-shaped shining bristle-bearing area on front; egg-filaments 6 to 8; skipping larvae“. (Die in meiner Übersetzung enthaltenen Teile sind ausgelassen.)

Das Subgenus schliesst *D. victoria*, *D. coracina* (Japan), *D. nitens*, *D. lebanonensis*, *D. mirim* und eine Anzahl unbeschriebener Formen ein. Schweiz: *D. nitens* und *D. guyénoti*.

***Drosophila nitens* Buzzati. 1943.**

♂. Arista mit 7—8 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes schwarzbraun, fein behaart. Stirn schwarzbraun, vorderer Teil bei jungen Imagines heller, rotbraun. Zweite Orbitale  $\frac{1}{3}$  der ersten und  $\frac{1}{4}$  der dritten. Zweite Oralborste  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  der ersten. Gesicht und Palpen gelbbraun. **Carina vorstehend, nasenförmig, unten knollenförmig erweitert**, braun (Abb. 11). Wangen braun, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{6}$  des grössten Augendurchmessers. Augen dunkelrot, mit dichter Pilosität.

**Mesonotum stark gewölbt, dunkel braunschwarz, glänzend. Pleuren schwarzbraun, glänzend. Scutellum schwarz, glänzend.** Junge Individuen zeigen auf dem Mesonotum einen dunkeln Medianstreif von der Breite des Scutellums. 6—8 Reihen Akrostichalhaare. **2 dünne Präscutellare** von der halben Länge der hinteren Dorsozentralen. Sterno-Index ca. 0,9. Vordere Scutellare divergierend. **Beine dunkel schwarzbraun. Femora der Männchen sehr kräftig ausgebildet.** Apikale auf den Tibien

der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. **Flügelfläche farblos, Adern gelb.** 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{3}{5}$  des dritten Costalabschnittes. Costal-Index ca. 2,2; 4th-vein-Index ca. 2,3; 4c-Index ca. 1,2; 5x-Index ca. 2,2.

Abdominaltergite dunkel schwarzbraun, glänzend, uniform pigmentiert. Enden des Genitalbogens mit langen Borsten. Forceps mit einem Kamm von 10-12 zahnförmigen Borsten.

Körperlänge ♀ ca. 3,0 mm, ♂ ca. 2,5 mm.

♀. Distaler Teil der Vaginalplatten schmal, apikal mit 5 grösseren Borsten und längs des unteren Randes mit ca. 15 kleinern. Eine Borste in der Mitte des distalen Vaginalplattenfeldes (Abb. 9).

Innere Körpermerkmale: Hoden hellbraun bis dunkel rehbraun; distaler Teil keulenförmig, proximaler ungewunden wie bei Arten der *obscura*-Gruppe; Spermatheken klein, hutförmig, braunschwarz; ventrales Receptaculum ein einfacher Ring quer über die Ventralseite der Vagina. Die beiden vorderen Arme der Malpighischen Gefässe sind relativ lang und haben freie Enden, die Enden der beiden hintern Arme berühren sich ohne Bildung eines durchgehenden Lumens.

Eier: Die Zahl der fadenförmigen Filamente variiert von 4 bis 8. An der Spitze der Eier eine Reihe kleiner Haare oder Fortsätze.

Larven: besitzen **Schnellvermögen** wie *D. cardini*, *D. saltans* und *Piophilila* (STURTEVANT 1921). Machen im Winter eine **Dia-pause** durch, die experimentell durch Kälte unterbrochen werden kann (BERTANI, 1947).

Puppen hellbraun, mit 8 kaum vorstehenden Spirakelästen.

**Verwandtschaftsbeziehung:** Für die Einordnung in das Subgenus *Pholadoris* spricht die allgemeine Übereinstimmung mit *D. victoria* in vielen taxonomisch wichtigen Merkmalen (Aristastrahlen-Zahl, Oralborsten-Länge, Wangenbreite, Vorkommen von Präscutellaren, Divergenz der vorderen Scutellaren, allgemeine Körperfärbung, Hoden, Eifilamente, Schnellvermögen der Larven etc.). WHEELER (1949) betrachtet *D. nitens* ebenfalls als zur *victoria*-Gruppe gehörig.

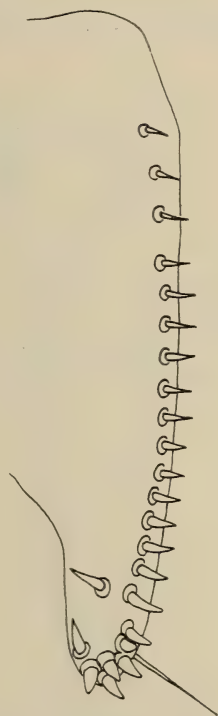


ABB. 9.

Vaginalplatte von *D. nitens*. Vergr. 295 ×.



**Verbreitung:** BUZZATI fing die Art an verschiedenen Plätzen Italiens. Schweiz: zwei Individuen, gefangen 1947 oberhalb Orbe (Kt. Waadt).

***Drosophila guyénoti* Burla. 1948.**

♂. Arista mit 6—8, meist 7 Strahlen. Zweites Antennenglied gelbbraun, drittes schwarzbraun. Stirn braun, breiter als lang; Stirnränder nach hinten fast parallel verlaufend. Ozellendreieck dunkler, unscharf begrenzt. Orbiten braun, heller als Stirn, vorn von den Augenträgern abweichend. Zweite Orbitale  $\frac{1}{2}$  der ersten und ausserhalb dieser stehend. Zweite Oralborsten  $\frac{1}{2}$  der ersten. In einem V angeordnete, verlängerte Frontalhaare zwischen Bogennaht und Ozellendreieck. Gesicht gelb, Palpen gelbbraun. **Carina** bis zur Oberlippe reichend, braun, **unten knollenförmig erweitert**. Wangen gelblich, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{7}$  des grössten Augendurchmessers. Augen dunkelrot.

**Mesonotum und Scutellum braun, matt.**

Pleuren und Beine braun. 6—8 Reihen Akrostichalhaare. **Zwei kleine Präscutellare**, deutlich länger als die andern Akrostichalhaare. Vordere Scutellare divergierend. Sterno-Index 0,7—0,8. Eine kleine Propleuralborste unmittelbar über der Costa der Vorderbeine. Apikale auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare. Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. **Flügel gelblich, Adern braun.** 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{2}{5}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 2,4; 4th-vein-Index ca. 2,1; 4c-Index ca. 1,2; 5x-Index ca. 1,7.

Abdominaltergite dunkelbraun, matt. Genitalbogen unter das 6. Tergit zurückgezogen, seine Enden mit langen Borsten. Forceps mit einem Kamm von ca. 8 zahnförmigen Borsten.

Körperlänge: ♀ ca. 3,0 mm, ♂ ca. 2,6 mm.

Flügelänge: ♀ ca. 2,6 mm, ♂ ca. 2,3 mm.

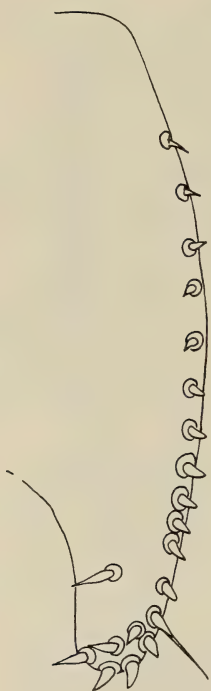


Abb. 10.

Vaginalplatte von *D. guyénoti*. Vergr. 295×. (Aus Burla, 1948).

♀. Vaginalplatten siehe Abbildung 10.

Hoden ockerbraun, distaler Teil elliptisch, proximaler Teil S-förmig gebogen, aber wie distaler unspiralisiert. Die kleinen, chitinierten Kapseln der Spermatheken pilzhutförmig, graubraun. Ventrals Receptaculum klein und unbedeutend, nur aus einem kurzen Tubus



bestehend, der quer über der ventralen Uteruswand liegt. Vordere Arme der Malpighischen Gefässe frei mit sehr kurzem unpaarem Teil. Hintere Arme viel kürzer als die vorderen, ihre Enden einander genähert, aber nicht verschmolzen. Die hintern Arme nicht gelb wie bei den meisten *Drosophila*-Arten, sondern bräunlich gelb, mit ungleichförmig verteiltem Pigment. Die vorderen Arme in ihrem proximalen Viertel bräunlichgelb, in ihren distalen drei Vierteln weiss.

Eier mit vier sehr dünnen Filamenten. Die beiden vorderen Filamente

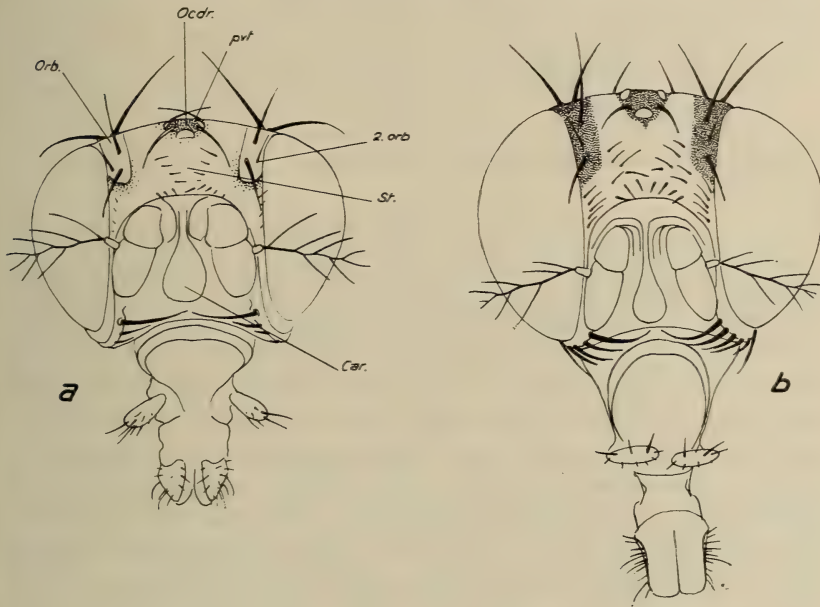


ABB. 11.

Kopf von *D. guyénoti* (a) und *D. nitens* (b).

Carina (Car.), Ozellendreieck (Ocd.), Orbiten (Orb.), zweite Orbitalborste (2. orb.), Postvertikalborste (pvt), Stirn (St.), Vergr. 52 ×. (Aus Burla, 1948).

sind basal etwas dicker als die hintern und fast so lang wie die Eier, die beiden hintern Filamente sind wenig kürzer.

**Verwandschaftsbeziehung:** Die Art gleicht der von BUZZATI (1943-1944) beschriebenen *D. nitens* in Bezug auf die Form der Carina, der Vaginalplatten, in der Morphologie der innern Geschlechtsorgane, im Vorhandensein von Präscutellaren wie auch im Chromosomenbild der Metaphasenplatten aus larvalen Gehirnganglien. Die beiden Arten unterscheiden sich hingegen in folgendem (Abb. 11).

<i>D. nitens</i>	<i>D. guyénoti</i>
Stirn schmal	breit
Ozellendreieck scharf begrenzt, schwarz	unscharf begrenzt, dunkelbraun
Orbiten nicht von den Augen abweichend	vorn abweichend
Orbiten schwarz	braun wie Stirn oder heller
2. Orbitale nicht ausserhalb der 1. stehend	ausserhalb
2. Orbitale $\frac{1}{3}$ der ersten	$\frac{1}{2}$
Postvertikale nicht gekreuzt	gekreuzt
Carina relativ klein	relativ gross
Tiere glänzend, schwarzbraun	braun, matt
Zahl der Eifilamente variiert von 4—8	auf 4 fixiert

WHEELER (1949) und HSU (1949) schliessen *D. guyénoti* aus der *victoria*-Gruppe aus. Vergleichend morphologische Untersuchungen des äussern männlichen Genitalapparates lassen jedoch engste verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den beiden Arten erkennen. (Persönliche Mitteilung von H. Nater). Weiter weisen sämtliche Merkmale der innern Organisation auf die Zugehörigkeit der Art zur *victoria*-Gruppe; auch die V-förmig angeordneten Frontalhaare und der unter das 6. Tergit zurückgezogene männliche Genitalbogen sind gruppentypisch (WHEELER 1949). Nach einer persönlichen Mitteilung von Dr. M. R. WHEELER besitzen alle von ihm untersuchten Arten der *victoria*-Gruppe eine Propleuralborste, eine solche hat auch *D. guyénoti*. Darnach besteht kein Zweifel, dass *D. guyénoti* in das Subgenus *Pholadoris* einzuordnen ist.

**Verbreitung und Ökologie:** *D. guyénoti* ist ziemlich häufig in der Schweiz. Im Sommer 1946 fing ich an 16 Plätzen 38 Individuen, im Sommer 1947 an 18 Plätzen 56 Individuen. Höchster Fangplatz war Putz, Graubünden, 1067 m. ü. M.

Aus dem Biotop-Histogramm S. 136 ist ersichtlich, dass *D. guyénoti* etwa im selben Mass wie *D. obscurioides* wildbiotopisch ist und am häufigsten im Wald gefangen wurde, dass sie aber zur Zeit der Obsternte auch in Obstgärten dichtere Populationen bildet.

Die Art ist auf Standardfutter sehr schwer zu züchten. Von den Weibchen werden reichlich Eier abgelegt, doch die Larvenentwicklung dauert bis zu einem Monat und nur die wenigsten Larven gelangen zur Verpuppung. Ob Mangel an gewissen Nähr-

stoffen die Ursache ist, dass viele Larven in ein Dauerlarvenstadium übergehen und schliesslich unverpuppt absterben, bleibt noch abzuklären.

Subgenus *Dorsilopha* Sturtevant. 1942.

Typus: *Drosophila busckii* Coquillet.

Gelbe Arten, Mesonotum längsgestreift. Keine Präapikalborsten auf den Tibien der zweiten und dritten Beinpaare. Larven mit dorsalen Fortsätzen. 4 Eifilamente. Hintere Malpighische Gefässe terminal verschmolzen. Ventrals Receptaculum nicht spiralisiert. Sterno-Index ca. 0,3.

Bis heute ist *D. busckii* die einzige bekannte Art des Subgenus.

***Drosophila busckii*<sup>1</sup>. Coquillet. 1901. PATTERSON 1943.**

♂, ♀. Arista mit ca. 9 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelb, drittes braun. Stirn vorn über  $\frac{1}{2}$  der Kopfbreite, nach hinten verbreitert, gelb. Ozellendreieck dunkelbraun. Zweite Orbitale fast so lang wie die dritte, dritte ca.  $\frac{3}{4}$  der ersten. Gesicht gelb. Carina vorstehend, leicht abgeflacht. Wangen blassgelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{3}$  des grössten Augendurchmessers. Augen mit ziemlich dicken Haaren.

**Mesonotum und Scutellum gelb. Drei schwarze Längsstreifen auf dem Mesonotum:** zwei seitliche, längs der Dorsozentrallinien (erreichen den hinteren Mesonotumrand nicht ganz) und ein medianer. **Der mediane ist hinten gegabelt,** die beiden Gabeläste erreichen das Scutellum und berühren manchmal die seitlichen Längsstreifen im Bereich der Dorsozentralen. Je ein seitlicher Streif läuft von der Schulter zu einem Punkt oberhalb der Flügelwurzel. Pleuren blassgelb, mit einem rotbraunen Streif, der von der Flügelwurzel nach vorn läuft, einem andern unmittelbar unter der Flügelwurzel und einem Fleck auf dem Sterno-pleurum. 8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergieren. Sterno-Index ca. 0,3. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale nur auf den Tibien des dritten Beinpaares. Flügel farblos. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{5}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 3,1; 4th-vein-Index ca. 2,1; 4c-Index ca. 1,0; 5x-Index ca. 1,9.

Abdominaltergite gelb mit schwarzen Hinterrandbinden, welche in der dorsalen Mittellinie unterbrochen und seitlich zwischen dieser

<sup>1</sup> Coquillet beschrieb die Art 1901 unter „*D. buskii*“. Als Vorlage diente offenbar der Name W. Busck. Seither hat sich die korrigierte Schreibweise „*busckii*“ in der Literatur eingebürgert. Ich halte es für angezeigt, die gebräuchliche Schreibweise zu verwenden, obwohl sie nicht legitim ist. Dudas „*Buscki*“ ist eine zu unbegründete Abwandlung des ursprünglichen Artnamens, sie hat sich in der Literatur nicht erhalten.



Medianen und jedem Tergitseitenrand verschmälert oder nochmals unterbrochen sind.

Körperlänge 2 mm, Flügellänge 2 mm.

Innere Körpermerkmale: die inneren Hodenschläuche sind dick, praktisch nicht gewunden, orange, die äusseren zwei Windungen sind gelb. Spermatheken klein und chitiniert. Ventrals Receptaculum aus ca. 5 Schlingen, die flach auf der Ventralseite des Uterus liegen.

Eier mit 4 dünnen Filamenten. Puppen hellgelb, vordere Spirakel mit etwa 12 Armen, Horn-Index 9,5.

*Verbreitung und Ökologie:* Die Art ist weit verbreiteter Kosmopolit, sie wurde registriert in Nordamerika und Mexico, Europa, Afrika, Japan, Cuba. DUDA: „An Küchenabfällen auf Gemüllhaufen, faulendem Obst usw. sehr häufig und über fast die ganze Erde verbreitet, auch auf Formosa gesammelt“. Schweiz: relativ seltener Kulturgänger, spärlich auch in Wildbiotopen vorkommend. Nach meinen Fängen von 1946 ist *D. busckii* in der Schweiz zu 90% an Kulturbiotope angepasst (S. 145). 1946 entwickelte sie sich aus Pilzen, die im Wald gesammelt worden waren. Die Art ist extremer Allesfresser, siehe STURTEVANT 1921.

Subgenus *Phloridosa* Sturtevant. 1942.

Typus: *Drosophila floricola* Sturtevant 1942.

Glänzend schwarze oder braune Arten. Borsten und Aristastrahlen kurz. Sterno-Index ca. 0,3 oder kleiner. Vordere Malpighische Gefässe fehlen, hintere sind terminal verschmolzen und bilden eine um den Darm gelegte Schlinge. Hodenschläuche lang, spiralig gewunden. Eier ohne Filamente oder Rückstände von Follikelzellen. Sich in Blüten entwickelnde Arten.

Die Larven der südkalifornischen Art *D. floricola* entwickeln sich in Blüten und nähren sich hauptsächlich von Pollen. Die Imagines werden oft in grosser Anzahl in den Blüten gefunden (*Datura*, wahrscheinlich Hauptwirt; *Hibiscus*, Melone).

Für das Subgenus sind bis heute drei nearktische und eine polynesische (unsicher) bekannt. Schweiz: keine Vertreter.

Subgenus *Sophophora* Sturtevant. 1939.

STURTEVANT 1942.

Typus: *Drosophila melanogaster* Meigen. 1830.

Eier mit zwei derben Filamenten. Ventrals Receptaculum nicht spiralig. Hintere Malpighische Gefässe terminal mit freien Enden.



Sterno-Index ca. 0.6 oder kleiner. Vordere Puppenspirakel samt ihrem Stamm nicht länger als  $\frac{1}{5}$  des Pupariums. Zweite bis fünfte Abdominaltergite mit dunkeln, in der Mitte nie unterbrochenen oder verschmälerten Hinterrandbinden. Wangen relativ schmal. STURTEVANT unterscheidet vier Artgruppen innerhalb des Subgenus. Von den ersten beiden,

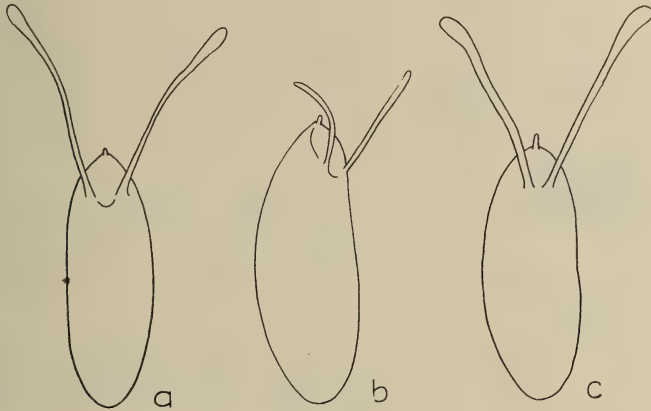


ABB. 12.

Eier von Arten des Subgenus *Sophophora*:

*D. obscuroides* (a), *D. alpina* (b), *D. helvetica* (c). Vergr. 64 ×.

der *saltans*- und der *willistoni*-Gruppe, sind keine Vertreter in der Schweiz bekannt.

### 3. *melanogaster*-Gruppe.

Gelbe Arten. Ziemlich langes ventrales Receptaculum. Spiralig aufgewundene Hodenschläuche von mittlerer Länge. Keine opaken Zonen auf den Tergiten. Larven ohne Schnellvermögen. Männchen mit Geschlechtsskämmen. Sterno-Index ca. 0,5 bis 0,6. Vordere Scutellare konvergent.

Bis jetzt sind etwa 12 Arten bekannt, darunter *D. melanogaster* und *D. simulans*, welche beide in der Schweiz vorkommen.

***Drosophila melanogaster* Meigen. 1830. PATTERSON 1943.**

♂. Arista mit ca. 9 Strahlen. Fühler gelb. Stirn nahezu halb so breit wie der Kopf, hinten breiter, gelb. Zweite Orbitale  $\frac{1}{3}$  der andern beiden. **Erste und zweite Oralborsten nahezu gleich lang.** Carina ziemlich breit, flach. Gesicht gelb. Wangen gelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{5}$  des grössten Augendurchmessers. Augen leuchtend rot, mit ziemlich dichter Pilosität.

**Mesonotum und Scutellum glänzend rötlichgelb.** Pleuren und Beine blassgelb. 8 Reihen Akrostichalhaare. **Vordere Scutellare konvergent.** Sterno-Index ca. 0,5. Apikale auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Eine kammförmige Reihe von etwa 10 kurzen, schwarzen, gebogenen Borsten distal an der Innenfläche des ersten Tarsenglieds der Vorderbeine (**Geschlechtskamm**). Flügelfläche farblos. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{3}$  des dritten Costalabschnitts. **Costal-Index ca. 2,2;** 4th-vein-Index ca. 2,4; 4c-Index ca. 1,3; 5x-Index ca. 2,0.

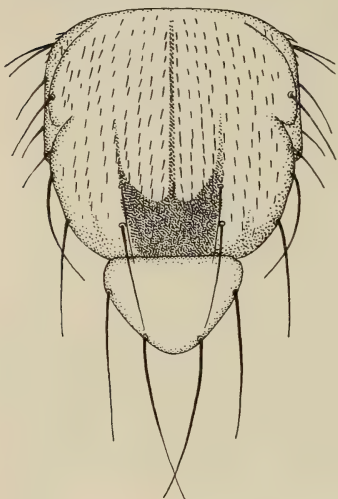


ABB. 13.

Dunkles „trident“-Muster (nach PLOUGH u. IVES, in BRIDGES u. BREHME, 1944) auf dem rötlichgelben Mesonotum von *D. melanogaster*. Das Merkmal ist variabel in seiner Ausbildung: der trident-Fleck kann hell oder fast schwarz sein, die seitlichen Zacken reichen bisweilen weit nach vorn und die dunkle Färbung kann sich über das Scutellum erstrecken. Vergr. ca. 40  $\times$ .

**Abdomen glänzend schwarz, mit einem rötlichgelben Vorderrandband auf jedem der drei ersten Tergite.**

Körperlänge 2 mm, \* Flügellänge 2 mm.

♀. Ohne Geschlechtskämme. **Rötlichgelbe Vorderrandbinden ebenfalls auf dem vierten und fünften Abdominaltergit.**

Innere Körpermerkmale: Hoden gelblich, innerer Abschnitt der Hodenschläuche nur distal gewunden, äusserer Teil mit etwa drei Windungen, heller. Spermatheken klein, pilzförmig, chitiniert. Ventrales Receptaculum aus 4—6, der ventralen Uteruswand aufliegenden Schleifen.

Eier mit zwei, in ihrer distalen Hälfte verbreiterten Filamenten.

Puppen hellbraun, vordere Spirakel mit ca. 7 Aesten, Horn-Index ca. 12,0.

**Verbreitung und Ökologie:** Kosmopolit. In der ganzen Schweiz häufig, wurde an nahezu allen Fangplätzen gefangen.

*D. melanogaster* ist in der Schweiz die häufigste unserer domestizierten Arten. Sie findet sich in Menge bei und in Häusern, ausserhalb der Häuser in Obstabfallagern, auf Komposthaufen und bei Obstbäumen. Als polyphage Art kann sie sich auch in andern Substraten als im Obst entwickeln. 1946 wurde sie, zusammen mit *D. funebris*, *D. busckii* und *D. testacea* aus im Wald gesammelten Pilzen gewonnen. Sie kann dominierende Wald-

randart sein, allerdings nur in der Nähe von Obstwiesen oder Bauernhäusern (S. 144). Höchste Häufigkeitswerte erreicht sie in Obstwiesen (S. 138), während sie in Häusern eher hinter *D. funebris* zurücktritt.

**Jahreszeitliche Verteilung:** dichteste Populationen stellte ich in September und Oktober fest (1946), doch wurde die Art von Mai bis Oktober gefangen. Höchste Fangplätze: Fetan (1700 m), Zernez (1500 m), Le Pont (1000 m), Axalp (1540 m).

Über die Verbreitung orientiert ein Auszug aus HENNEBERG in DUDA 1935.

PEYER (1947) referierte über eine frühe Beschreibung von *Drosophila*, ausgeführt 1684 durch Christian MENTZEL. Die Beschreibung MENTZELS deutet auf *D. melanogaster*, während die Zeichnung der Puppe sowie die Grössenangabe eher auf *D. funebris* passen. Wir können annehmen, dass sowohl *D. melanogaster*, wie *D. funebris* schon damals in Mitteleuropa eingeführt waren, um so mehr, als heute beide Arten nach meinen Fängen den gleichen Anpassungsgrad an Kulturbiotop aufweisen. Eine Einwanderung von *D. melanogaster* kann auf dem Landweg vom fernen oder nahen Osten her erfolgt sein. Nach IVES (1947) dürfte die Evolution von *D. melanogaster* in den beiden Kontinenten Amerika und Europa von einem gewissen Punkt an separat verlaufen sein, da die Populationen aus den beiden Gebieten verschiedene Inversionen besitzen.

Die Frage, ob *D. melanogaster* in Europa heimisch ist oder erst neuerdings eingeschleppt wurde, kann durch Berücksichtigung des häufigen Auftretens in Obst- und Weinbergbiotopen nicht entschieden werden. Sicher ist, dass sie sich auch in Wildbiotopen sowie in grosser Höhe (Fetan 1700 m) halten kann, und dass sie MEIGEN (1830) bereits durch zwei Exemplare aus Hamburg bekannt war.

**Zur Nomenklatur:** der Name „*melanogaster*“ scheint nicht gültig zu sein. Nach DUDA (1924, 1935) wäre der legitime Name „*fasciata* Meigen, 1830“. Die durch spätere Beschreibung anderer Autoren publizierten, synonymen Namen sind ungültig. Es sind die folgenden: *ampephilola* Loew, 1862; ? *analys* Marqu., 1843; *approximata* Zett., 1847; *pilosula* Beck., 1908. Eine Reihe anderer Synonyme gehen auf falsche Bestimmung und damit irrtümliche Verwendung von Namen anderer Arten zurück. Es sind: *cameraria* (Halid.) DUDA, 1924; *erythrophthalma*



(Panz.) HENNEBERG, 1902; *fenestrarum* (Fall.) HENNEBERG, 1902; *fenestrarum* (Meig.) BERSCH., 1886; *melanogaster* (Meig.) SCHINER, 1864; *nigriventris* (Zett.) SCHINER, 1864.

Der zu „*fasciata* Meigen, 1830“ synonyme Name „*melanogaster* Meigen, 1830“ wurde von SCHINER (1864), BECKER (1905), AUSTEN (1905), VILLENEUVE (1913) und STURTEVANT (1921) angewendet. MEIGEN führte 1830 die beiden Namen *fasciata* und *melanogaster* für zwei verschiedene Arten ein, nämlich *fasciata* für die oben beschriebene Art, *melanogaster* jedoch für die schon 1823 von FALLÉN beschriebene *D. fenestrarum*. *D. melanogaster* Meigen, 1830 ist demnach synonym mit *D. fenestrarum* Fallén, 1823 und als jüngerer Name ungültig.

Über die Konfusion, die bei früheren Bestimmungen der hier interessierenden Art herrschte und wahrscheinlich auch die gegenwärtige, missbräuchliche Verwendung des Namens *melanogaster* verursachte, gibt ein Auszug aus DUDA (1924) Aufschluss:

S. 283: „In der Wiener Sammlung steckt ein anscheinend von MEIGEN selbst mit „*fasciata*“ bezettelttes Weibchen, das ausserdem noch mit „*fasciata* Coll. Winth.“ bezettelt ist, welches mit *ampelophila* Loew durchaus übereinstimmt und auch ganz zu MEIGENS Beschreibung von *fasciata* passt. Die Art müsste streng genommen *fasciata* Meigen und nicht *ampelophila* Loew heissen. Es ist mir nicht zweifelhaft, dass diese von LOEW als erstem charakteristisch als *ampelophila* beschriebene Art auch mit *approximata* Zetterstedt identisch ist. ZETTERSTEDTS Beschreibung passt durchaus, wenn man bedenkt, dass ZETT. nur das Weibchen, und zwar nur einmal gefunden hat, und dieses sehr wohl ein unausgefärbtes Exemplar gewesen sein kann, bei welchem die oft nur schwach gebräunten Hinterleibsbinden verwischt waren; ZETT. schreibt: „Abdomen oblonge-ovatum, saturate flavum l. testaceum, versus apicem brunneum.“ Keinesfalls ist *ampelophila* Loew = *nigriventris* Zett., wie STURTEVANT annimmt; denn *ampelophila* Loew hat nie einen ganz schwarzen Hinterleib, nach dem ZETT. seine Art benannt hat, und der zweite Costalabschnitt ist nie kaum  $1\frac{1}{2}$  mal länger als der dritte; („Abdomen ovatum, subdepressum nigrum nitidum, ventre pallescente... segmentum costae secundum tercio vix  $1\frac{1}{2}$  longius“). Ebenso wenig ist *ampelophila* = *melanogaster* Meigen, worunter man, wie ich unter *fenestrarum* Fall. ausgeführt habe, das Männchen von *fenestrarum* Fall. zu verstehen hat. SCHINER, der fast alle *Drosophila*-Arten durcheinander gemengt hat, und von dem viele seiner Exemplare von *fenestrarum* Fall. und *ampelophila* Loew in der Wiener Sammlung als *fasciata* Meigen bestimmt sind, der also *fenestrarum* Fall. gar nicht richtig beurteilen konnte, hat in der Wiener Sammlung sechs Exemplare von *ampelophila* Loew als *melanogaster* Meig. bestimmt, ferner 18 Exemplare von *ampelophila* als *nigriventris* Zett. bestimmt, endlich auch eine *funebria* Fabr. (?) Fall, als *nigriventris* Zett.“

S. 272 (Artbeschreibung von *D. fenestrarum*): „-MEIGEN selbst hat in Übereinstimmung mit den Wiener Typen seine männlichen Exem-



plare von *fenestrarum* Fall. zumeist mit *melanogaster* bezettelt und entsprechend benannt und beschrieben, die weiblichen Exemplare als *virginia*."

DUDA kannte beide Arten, sowie offenbar die Texte von MEIGENS Beschreibungen und bekam Sammelexemplare zu Gesicht, die von MEIGEN bestimmt worden waren, er ist demnach durchaus zuständig für die Beurteilung dieser Prioritätsfragen und wir haben keinen Grund, an der Richtigkeit seiner Stellungnahme zu zweifeln.

Nach den Prioritätsregeln besteht der Name *fasciata* vorläufig zu Recht. Der Name *melanogaster* als jüngerer Name von *D. fenestrarum* ist frei und wieder verfügbar. Er wird heute ausschliesslich anstelle von *fasciata* verwendet (als Synonym) und hat sich infolge der Bedeutung, die die Art in der experimentellen Biologie erwarb, in der Literatur dermassen eingebürgert, dass seine Ersetzung durch *fasciata* undenkbar ist. Eine in diesem Fall wünschenswerte Aufhebung der Prioritätsregel sollte erwogen werden, um für die Art den Namen *melanogaster* legitim werden zu lassen. (Die Angaben bezüglich Synonymie entnehme ich DUDA, 1935, für die taxonomische Beurteilung der Frage stütze ich mich auf RICHTER, 1948).

### **Drosophila simulans Sturtevant. 1919.**

*D. melanogaster* und *D. simulans* gleichen sich stark. Mit Sicherheit unterscheidbar sind lediglich die Männchen (Abb. 14), auf Grund einer verschiedenen Ausbildung des Genitalbogen-Fortsatzes. Diese Fortsätze sind bei lebenden Tieren mit Hilfe normaler Prismenlupen-Vergrösserung gut sichtbar. Zur Unterscheidung der Weibchen eignen sich folgende, mehr oder weniger deutliche Unterschiede:

#### *D. simulans*:

♂, ♀.

Flügel relativ kleiner

**Wangenbreite (unterhalb Augen)**

**sehr gering, ca.  $\frac{1}{10}$  oder weniger**

(Abb. 14).

Augen eiförmig

Taster innen ausgeschweift, nach

aussen spatelartig verbreitert

(Abb. 14)

#### *D. melanogaster*:

♂, ♀.

relativ länger.

Wangenbreite ca.  $\frac{1}{6}$ .

Augen eher ellipsoid.

Taster eher schlank, aussen weniger

verbreitert, innen kaum ausge-

schweift.

SALLES (1947) fand eine Reihe von Unterschieden in der Ausbildung der chitinierten Geschlechtsorgane der Männchen. Für

die Weibchen dagegen gibt sie lediglich an, dass die Zahl der Vaginalplatten-Borsten bei *D. simulans* im Durchschnitt grösser ist als bei *D. melanogaster*.

*Verbreitung*: weit verbreitet in den Vereinigten Staaten, doch ist die Proportion von *D. simulans* in *melanogaster-simulans*-Misch-

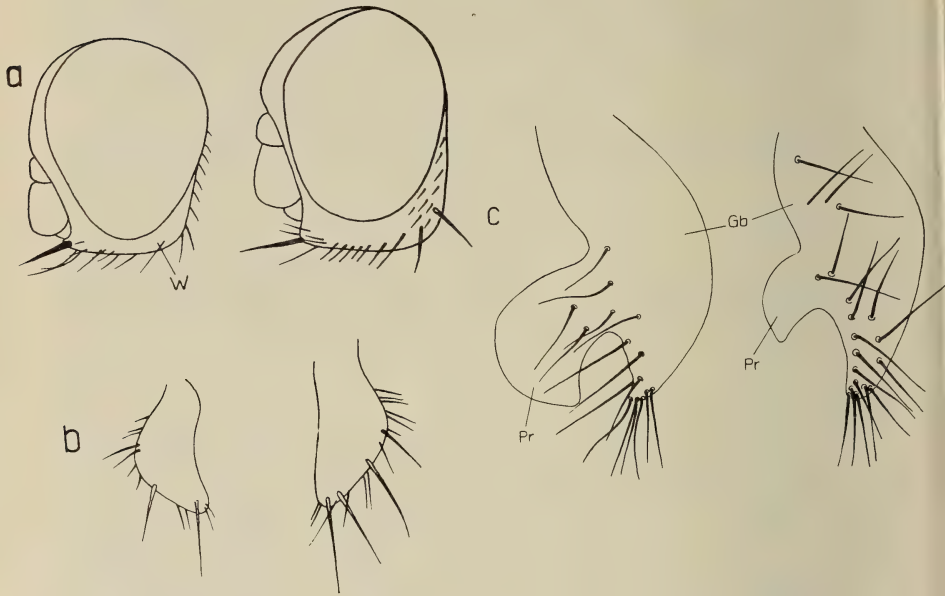


ABB. 14.

a: Köpfe, b: Palpen, c: Genitalbogen von *D. simulans* (links) und *D. melanogaster* (rechts).

W = Wangen, Gb = Genitalbogen (♂), Pr = Prozessus des Genitalbogens, bei den beiden Arten in verschiedener Form und Grösse ausgebildet. Vergr. a: 50 ×, b: 140 ×, c: 114 ×.

populationen grösser in den wärmeren Landesteilen (PATTERSON, 1943, S. 208). Schweiz: nur im Tessin häufig, in der übrigen Schweiz sehr selten, doch vorkommend. Fundorte: Castione, Balerna, Solduno, Poschiavo (Tessin und südliche Täler von Graubünden); Gonten (Appenzell), Wädenswil, Zollikofen, Belp, Aarburg (Nordschweiz), und Baltschieder (Wallis, bei Visp), zusammen 15 gegenüber 587 Individuen der ersterwähnten vier Orte.

4. *obscura*-Gruppe.

Dunkle Arten. Keine opaken Zonen auf den Tergiten. Larven ohne Schnellvermögen. Geschlechtsskämme vorhanden. Präapikale auf den Tibien des ersten Beinpaars ungewöhnlich lang. Sterno-Index ca. 0,6. Vordere Scutellare konvergent. Zweite Oralborste kurz. Mittlere Orbitale lang. Verbreitet in der nördlichen gemässigten Zone.

Die in der Schweiz gefundenen Arten gehören zusammen mit den nearktischen Arten *D. pseudoobscura*, *D. persimilis* und *D. miranda*



ABB. 15.

Vorderbeine der ♂♂ von *D. obscuroides* (a), *D. bifasciata* (b) und *D. ambigua* (c).  
Vergr. 130 ×.

zur ersten Untergruppe, die STURTEVANT folgendermassen charakterisiert: mehrere Zähne in den distalen Geschlechtskämmen. 8 Reihen Akrostichalhaare. Ventrals Receptaculum kurz. Hoden elliptisch. Carina breit, flach.

In einer zweiten Untergruppe wurden lediglich amerikanische Arten zusammengefasst, die nach STURTEVANT folgende Merkmale gemeinsam haben:

Nur ein Zahn im distalen Geschlechtskamm. 6 Reihen Akrostichalhaare. Ventrals Receptaculum nahezu so lang wie in Gruppe 3. Hoden ziemlich kurz, aber doch spiralig gewunden. Carina schmal, nicht flach. Amerikanische Arten.

Nach ihrer äussern und inneren Morphologie zu urteilen, passt *D. helvetica* in diese Untergruppe, nicht aber in die oben wieder-gegebene Untergruppencharakteristik, welche zu eng gefasst ist und zur Aufnahme von *D. helvetica* einer Erweiterung bedarf.

Die nachfolgend angeführten Tabellen 6 und 7, sowie eine Zusammenstellung der charakteristischen Merkmale sollen das Bestimmen der in der Schweiz gefundenen Arten der Gruppe erleichtern helfen.

TABELLE 6.

*Vorderbeine der Männchen.* (z. T. nach BUZZATI 1942).

Art	Borstenzahl der Geschlechtskämme		Richtung der Geschlechtskämme zur Tarsenlängsachse	Längenverhältnis der ersten zwei Tarsenglieder der Vorderbeine (♂♂)
	I	II		I/II
<i>D. obscuroides</i> . . .	6—9	6—7	stark schief	1,4
<i>D. tristis</i> . . . . .	9—11	9—10	± parallel	1,1
<i>D. bifasciata</i> . . .	7—11	6—11	± schief	1,5
<i>D. ambigua</i> . . . .	8—9	8—9	± schief	1,1
<i>D. subobscura</i> . . .	10—16	9—14	± parallel	1,3
<i>D. alpina</i> . . . . .	14—16	11—14	parallel	
<i>D. helvetica</i>	3—5	2—3	± quer	





ABB. 16.

Vorderbeine der ♂♂ von *D. subobscura* (a), *D. alpina* (b) und *D. helvetica* (c).  
Vergr. 130 ×.

TABELLE 7.

Flügel-Indices, ♂, ♀.

Art	Costal- Index	4th-vein- Index	4c- Index	5x- Index	Borsten auf 3. Costal- abschnitt	Farbe der Flügelfläche
<i>D. obscuroides</i> .	2,7—3,1	1,9—2,1	0,9—1,0	1,3—1,7	ca. $\frac{2}{5}$	gelblich
<i>D. tristis</i> . . .	ca. 2,6	ca. 1,8	ca. 0,9	ca. 1,4	fast $\frac{1}{2}$	Dimorphis- mus!
<i>D. bifasciata</i> .	2,9—3,2	2,1—2,3	1,0	1,5—1,8	ca. $\frac{1}{3}$	farblos bis gelblich
<i>D. ambigua</i> . .	2,8—3,0	1,8—1,9	0,9	1,3—1,5	ca. $\frac{2}{5}$	farblos
<i>D. subobscura</i> .	2,3—2,5	1,7—2,2	1,0—1,1	1,5—1,9	über $\frac{1}{2}$	farblos
<i>D. alpina</i> . . .	ca. 2,4	ca. 2,3	ca. 1,2	ca. 1,6	ca. $\frac{1}{2}$	gelblich
<i>D. helvetica</i> . .	2,2—2,8	2,1—2,3	1,0—1,4	1,7—2,2	ca. $\frac{2}{5}$	farblos



ABB. 17.

Vaginalplatten der ♀♀ von *D. obscuroides* (a), *D. bifasciata* (b), *D. ambigua* (c), *D. subobscura* (d), *D. alpina* (e). Vergr. 295 ×.

*Charakteristische Merkmale.*

*D. obscuroides*: Mesonotum gelbbraun mit zwei deutlichen Längsstreifen, Scutellum mit zentralem, dunklem Fleck und relativ breitem, gelbbraunem Saum (Abb. 20). Männchen: zwei kleine, wenigborstige, scheinbar oder wirklich gleichlange, stark schief inserierte Geschlechtskämme (Abb. 15, Tab. 6). Weibchen sehr leicht erkennbar an den gelben Seitenrandflecken auf dem 5. und 6. Tergit.

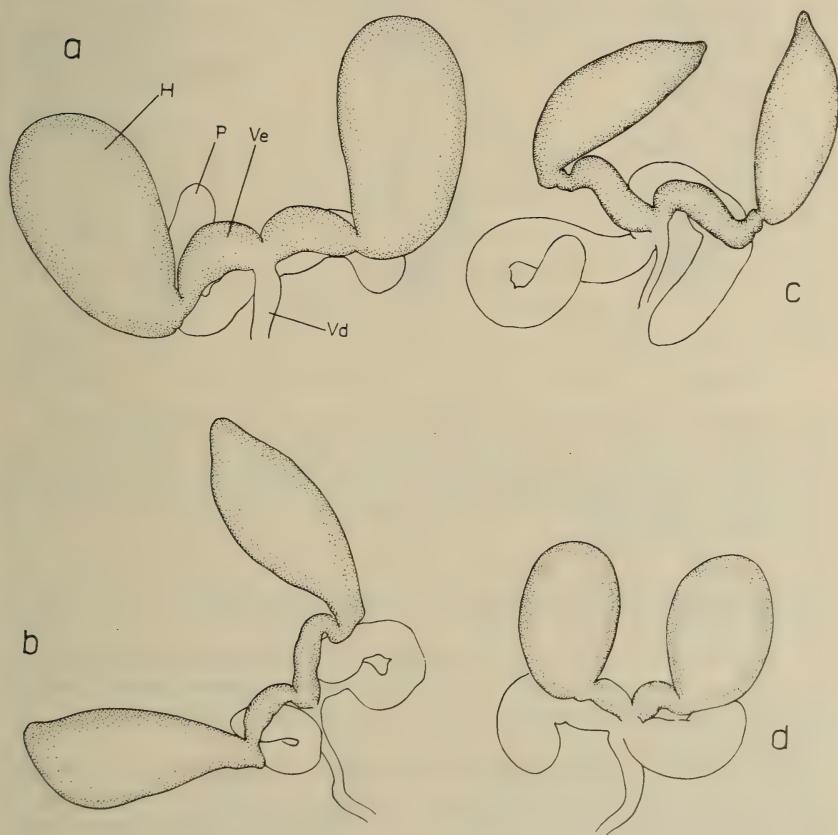


ABB. 18.

Innere männliche Geschlechtsorgane von *D. obscuroides* (a), *D. bifasciata* (b), *D. ambigua* (c), *D. subobscura* (d).

H = Hoden, P = Paragonium, V.d. = Vas deferens, Ve = Vas efferens. Vergr. ca. 55 ×. Artsspezifisch sind die Grössenverhältnisse zwischen Paragonien und Hoden, Vasa efferentia und Hoden sowie die Form der Hoden. Allerdings variieren die Teile je nach Füllungszustand in ihrer Form; die Merkmale der Ausbildung innerer Geschlechtsorgane eignen sich besser als Gruppen-Unterscheidungskriterien.

*D. tristis*: zwei Tasterborsten (Abb. 21). Flügel der Männchen.

*D. bifasciata*: die Männchen sind schwer unterscheidbar von *D. obscuroides*. Folgende kleine Unterschiede bestehen, mehr oder weniger deutlich ausgeprägt: bei *D. bifasciata* ist der helle Scutelleumsaum schmal oder nicht erkennbar, die Längsbinden auf dem Mesonotum sind schmaler und besonders vorn schmal, dunkel und glänzend; die

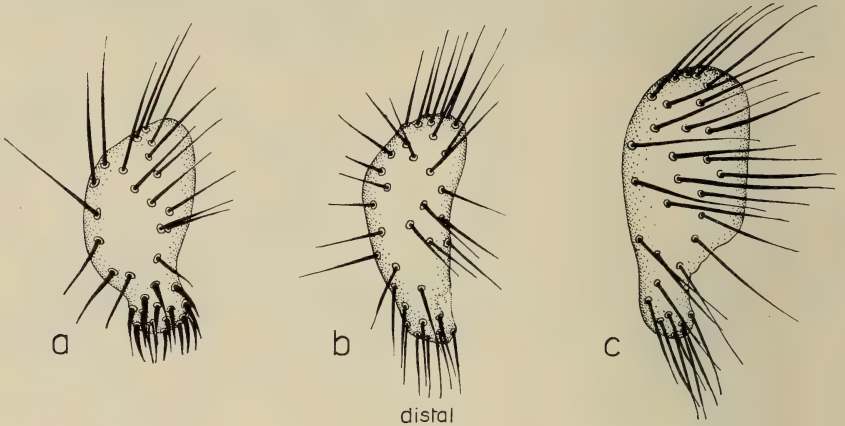


ABB. 19.

Linke Analplatte der ♂♂ von *D. subobscura* (a), *D. bifasciata* (b) und *D. obscuroides* (c).

Die Unterscheidungsmerkmale: charakteristische Borstengruppe auf dem distalen, verbreiterten Ende bei *D. subobscura*; Einbuchtung bei *D. obscuroides*. Vergr. 230 ×.

**Geschlechtskämme** sind länger und weniger schief inseriert; der distale Geschlechtskamm nimmt meist mehr als die Hälfte des Tarsenglieds ein; ventrales Ende der Analplatten siehe Abbildung 19. Die Weibchen sind viel leichter bestimmbar, denn sie besitzen keine gelben Flecken auf den Tergitseiten, durch welche *D. obscuroides*-Weibchen gekennzeichnet sind.

*D. ambigua*: Mesonotum ohne deutliche Längsstreifen, wie *D. subobscura*. Beste Unterscheidungsmerkmale gegenüber *D. subobscura*: kräftige Costalborsten nur bis ca.  $\frac{2}{5}$  des dritten Costalabschnitts; Costa nicht grau gesäumt; relativ breite und kräftige Carina. Männchen: die beiden ersten Tarsenglieder der Vorderbeine fast gleich lang (Abb. 15, Tab. 6).

*D. subobscura*: Kräftige Costalborsten bis mindestens  $\frac{1}{2}$  des dritten Costalabschnitts. Flügelfläche farblos, doch sind Costa und distaler Teil der zweiten Längsader schwach grau gesäumt (Abb. 22). Mesonotum einheitlich braungrau bis schwarz, ohne Längsstreifen. Kleiner Sterno-Index (0,4). Augen leuchtend rot. Männchen: relativ lange



Geschlechtstkämme (Abb. 16, Tab. 6); kurze Kämme auf den Forcipes (ca. 6 Borsten).

*D. alpina*: **Männchen mit langen Geschlechtstkämmen, die fast die ganze Länge der Tarsenglieder einnehmen** (Abb. 16), und **ohne Kämme schwarzer, zahnförmiger Borsten auf den Forcipes** (Abb. 23). Weibchen ohne gute, charakteristische Merkmale, doch sind sie auf Grund der Thoraxfärbung erkennbar: **Mesonotum ohne Längsstreifen, dunkelbraun mit starkem Grauschimmer, die Schultern, die Quereindrücke und Notopleuralbereich gelb bis gelbbraun.**

*D. helvetica*: **Carinaform** (Abb. 24), **Geschlechtstkämme** (Abb. 16), **Vaginalplatten** (Abb. 25). **Körperfarbe dunkelbraun, ohne Grauschimmer. Flügeladern bräunlich.**

In vielen Fängen stiess ich auf eine Form der *obscura*-Gruppe, die mit keiner der hier beschriebenen 7 Arten identisch ist und als *Obscura-X* in meine Protokolle sowie in die Darstellungen im ökologischen Teil der vorliegenden Publikation einging. Es gelang mir nie, die neue Form zu züchten, somit fehlen Kreuzungsteste mit der morphologisch ähnlichen Art *D. obscuroides*, und es ist daher verfrüht, *Obscura-X* als neue Art zu beschreiben. Immerhin sei hiermit eine kurze Charakterisierung von *Obscura-X* gegeben:

Geschlechtstkämme auf den Vorderbeinen der Männchen ähnlich wie bei *D. helvetica* ausgebildet: wenigborstig und querstehend (erster mit 4—6, zweiter mit 4 Borsten). Seitenrandflecken auf den Tergiten der Weibchen ähnlich wie bei *D. obscuroides*, aber hellgelb, ausgedehnter und auch auf dem 3. Tergit sichtbar. Jede Vaginalplatte apikal mit zwei divergierenden, langen Borsten. Mesonotum einheitlich dunkel braungrau, jedoch Quernahtbereich, Schultern und Pleuren heller.

#### **Drosophila obscuroides Pomini. 1940.**

♂. Arista mit 7 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun mit braunem Rückenfleck, drittes Fühlerglied dunkelbraun. Stirn dunkelbraun, vorn heller, matt. Orbiten und Ozellendreieck braun, glänzend. Zweite Orbitale  $\frac{1}{3}$  der dritten. Zweite Oralborste  $\frac{1}{3}$  der ersten. Gesicht und Rüssel gelb. Palpen bräunlich, Carina und Oberlippe braun. Carina bis zur Oberlippe reichend, vorstehend. Wangen gelbbraun, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{3}$  des grössten Augendurchmessers. Augen dunkelrot.

Mesonotum und Scutellum braun, Chitinoberfläche fein lederartig strukturiert, mit Grau- und Bronzeschimmer. Zwei dunkelbraune, glänzende Längsstreifen ohne Grauschimmer verlaufen zwischen den Dorsozentralen vom Scutellum bis zum Hals. Die Aussenränder der Streifen berühren die Insertionsstellen der Dorsozentralen. Vorn scheinen die Streifen von der Mitte aus eingengt. Auf jeder Körperseite ausser-

halb der Dorsozentralen ein dunkler Längsstreif, der durch die Quernaht unterbrochen wird und hinten das Scutellum nicht erreicht.

Dieses Streifenmuster ist je nach Alter verschieden ausgeprägt, meist aber unverkennbar. Allerdings werden auch *D. obscuroides*-Individuen gefunden, die anstelle der zwei Längsstreifen einen einzigen, dunkeln Medianstreif auf dem rehbraunen Mesonotum besitzen, der sich vor dem Scutellum verbreitert und ein Muster bildet, das dem der trident-Tiere von *D. melanogaster* gleicht (S. 78).

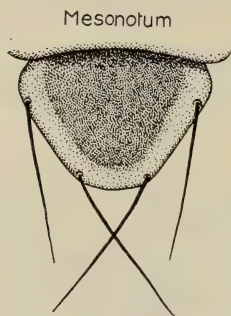


ABB. 20.  
Heller Randsaum auf  
dem Scutellum von *D.*  
*obsuroides*.  
Vergr. 60 ×.

Scutellum mit hellerem Saum, der besonders an der Basis breit erscheint (Abb. 20). Pleuren dunkelbraun, 8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergent. Sterno-Index ca. 0,55. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine je ein kurzer, zur Tarsenlängsachse etwas schief stehender Geschlechtskamm (Abb. 15, Tab. 6). Flügel fläche farblos oder gelblich, Adern braungelb. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Starke Costalborsten bis ca.  $\frac{2}{5}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 2,9; 4th-vein-Index ca. 1,9; 4c-Index ca. 0,9; 5x-Index ca. 1,5.

Abdominaltergite dunkelbraun. Auf den Forcipes je eine Reihe von ca. 9 schwarzen, zahnförmigen Borsten.

Körperlänge: ♀ 2,4—3,7 mm, ♂ 2,2—3,1 mm.

Flügelänge: ♀ 2,4—3,3 mm, ♂ 2,2—2,8 mm.

♀. An den Seiten des vierten bis sechsten Tergits gelbe Vorderrandflecken, vielfach nur deutlich sichtbar auf dem fünften und sechsten Tergit.

Innere Körpermerkmale: Hoden orange, proximaler Teil schlauchförmig, kurz und dünn, distaler Teil gross, elliptisch (Abb. 18). Spermatheken kugelig, chitiniert. Ventrals Receptaculum eine N-förmige Schleife, der ventralen Uterusfläche aufliegend.

Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe frei endigend. Eier mit zwei terminal verdickten Filamenten (Abb. 12).

Puppen gelbbraun. Puppenhorn sehr kurz, kaum vorstehend, mit 8-10 Armen.

*Verbreitung und Ökologie:* POMINI gibt folgende Fundorte an: Berlin-Buch, Vercelli, Udine. In der Schweiz ist *D. obscuroides* eine der häufigsten *Drosophila*-Arten. Sie ist noch ausgesprochener als *D. subobscura* wildbiotopisch (S. 145) und wurde in keinem

der Fänge, die in der Liste der Kulturbiotoparten (Tab. S. 148) zusammengefasst sind, registriert. *D. obscuroides* kommt zwar auch nah bei Häusern, in Gärten und in Obstwiesen vor, doch bildet sie ihre dichtesten Populationen in Wäldern und an Waldrändern (S. 136). Höchste Fangplätze: St. Moritz (1850 m), Fetan (1700 m), Sils Maria (1800 m), Hospental (1500 m). Die Art steigt in den Alpen sehr hoch, tritt aber an den höchsten Fangplätzen zahlenmässig hinter *D. subobscura* zurück (S. 163).

***Drosophila tristis* Meigen. 1830. POMINI 1940.**

♂. Arista mit 7-8 Strahlen. Zweites Fühlerglied braun, drittes schwarzbraun. Stirn vorn rotbraun, hinten dunkelbraun. Orbiten braun, an der Basis der Vertikalborsten hell. Ozellendreieck dunkelbraun,

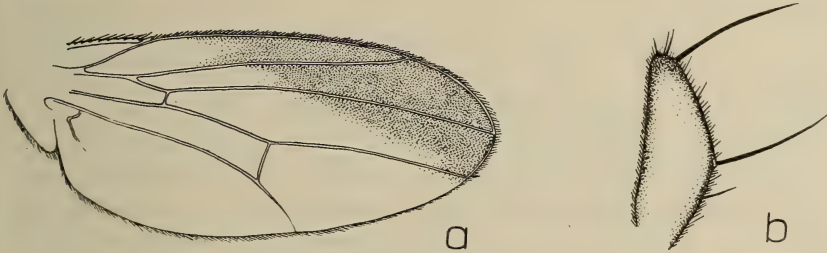


ABB. 21.

*D. tristis*, a: Flügel des ♂, Vergr. 21 ×. b: Taster, Vergr. 130 ×.

glänzend. Zweite Orbitale ca.  $\frac{1}{3}$  der dritten. Zweite Oralborste  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$  der ersten. Gesicht und Palpen gelbbraun. Auf den Palpen ausser der terminalen noch eine proximale Borste (Abb. 21). Carina bis zur Oberlippe reichend, vorstehend. Wangen gelbbraun, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{4}$  des grössten Augendurchmessers. Augen dunkelrot.

Mesonotum, Scutellum und Pleuren schwarzbraun, mit Grauschimmer. Zwei breite, undeutliche Mesonotum-Längsstreifen. Scutellum mit undeutlich abgesetztem, breitem, hellem Saum. 6—8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergent. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied je ein langer, zur Tarsenlängsachse parallel stehender Geschlechtsskamm (Tab. 6). Flügelfläche in der vorderen, distalen Hälfte schwärzlich beschattet, im übrigen Teil farblos. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis fast  $\frac{1}{2}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 2,6; 4th-vein-Index ca. 1,8; 4c-Index ca. 0,9; 5x-Index ca. 1,4.



Abdominaltergite dunkelbraun. Auf den Forceipes je eine Reihe von ca. 9 schwarzen, zahnförmigen Borsten.

Körperlänge: ♀ 2,8—3,8 mm, ♂ 2,3—3,1 mm.

Flügelänge: ♀ 2,8—3,4 mm, ♂ 2,3—2,8 mm.

♀. Ohne Geschlechtskämme und Flügel unbeschattet. Vaginalplatten schmal, gelbbraun, mit schwarzen Randborsten. Spitzen der Vaginalplatten nach dorsal gerichtet.

Innere Körpermerkmale: Hoden orange, proximale und distale (grössere) Teile elliptisch. Spermatheken kugelig, chitiniert, hellbraun. Ventrales Receptaculum eine N-förmige Schleife, der ventralen Uterusfläche aufliegend. Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe frei endigend.

*Verbreitung und Ökologie:* POMINI gibt als einzigen Fundort Pavia an. Die Art kommt in der ganzen Schweiz vor, ist aber relativ selten.

Da bei Felduntersuchungen die Weibchen der Art schwer bestimmbar sind, zählte ich während meiner Fänge nur die an den dunkeln Flügeln kenntlichen Männchen. Die Angaben über Vorkommen beziehen sich demnach nur auf die Männchen.

Die meisten Individuen der Art wurden an Waldrändern und in freistehenden Gebüsch und Baumgruppen gefunden, in der Regel in der Nähe von Quellen oder Brunnenstuben. Höchste Fundorte: Vorauen (800 m), Putz (1070 m), Schuls (1240 m).

DUDA betrachtete *D. tristis* als Varietät von *D. obscura* Fallén. Kreuzungsversuche (BUZZATI 1942) bewiesen, dass *D. tristis* eine eigene Art ist. Die morphologischen Unterschiede gegenüber den anderen Arten der Gruppe sind gering.

### ***Drosophila bifasciata* Pomini. 1940.**

♂. Arista mit 7 Strahlen. Zweites Antennenglied gelb, drittes dunkelbraun. Stirn dunkelbraun, Orbiten und Ocellendreieck dunkler oder heller, je nach Alter, glänzend. Zweite Orbitale  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  der dritten. Zweite Oralborste  $\frac{1}{3}$  der ersten. Gesicht, Rüssel und Palpen hell braungelb. Carina bis zur Oberlippe reichend, vorstehend, auf dem Rücken dunkelbraun. Wangen hellbraun, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{4}$  des grössten Augendurchmessers. Augen dunkelrot.

Mesonotum und Scutellum dunkelbraun, mit starkem Grau- und Bronzeschimmer. Zwei glänzende, dunklere Längsstreifen laufen zwischen den Dorsozentralen vom Scutellum bis zum Hals und liegen, mit den



Verhältnissen bei *D. obscuroides* verglichen, der Medianlinie mehr genähert. Bei älteren Tieren sind sie im Bereich der Dorsozentralen nur als diffus dunklere Zone wahrnehmbar und nur im vorderen Mesonotumbereich deutlich erkennbar. Laterale Längsstreifen, wie sie *D. obscuroides* besitzt, sind kaum oder nur schwach und hinter der Quernaht erkennbar. Pleuren dunkelbraun mit Grauschimmer, Beine gelbbraun. Das Scutellum ist einfarbig dunkelbraun, mit sehr schmalem, hellem Saum. 8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare parallel oder divergent. Sterno-Index ca. 0,6. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine je ein mehr oder weniger schief stehender Geschlechtskamm (Abb. 15, Tab. 6). Flügelfläche farblos oder gelblich, Adern braungelb. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{3}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 3,0; 4th-vein-Index ca. 2,1; 4c-Index ca. 1,0; 5x-Index ca. 1,7.

Abdominaltergite dunkelbraun und besonders beim Weibchen mit starkem Grauschimmer. Auf den Forcipes je eine Reihe von ca. 10 schwarzen, zahnförmigen Borsten.

Körperlänge 2,1—2,5 mm.

♀. Tergitseiten ohne gelbe Vorderrandflecken.

Innere Körpermerkmale: Hoden orange, proximaler Teil schlauchförmig, dünn und relativ lang, distaler Teil schlank, elliptisch (Abb. 18). Spermatheken kugelig, chitiniert. Ventrals Receptaculum eine N-förmige Schleife, der ventralen Uterusfläche aufliegend. Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe frei endigend.

Eier mit zwei terminal verdickten Filamenten.

Puppen gelbbraun. Puppenhorn sehr kurz, kaum vorstehend.

In POMINI Artbeschreibung (1940) kommen für diese Art die beiden Namen *bilineata* und *bifasciata* nebeneinander vor. Der Name *bilineata* wurde bereits von WILLISTON 1802 für eine andere Art des Genus verwendet (STURTEVANT 1921) und muss daher für die von POMINI beschriebene Art der *obscura*-Gruppe als Homonym fallen gelassen werden. Nach dem Vorschlag von BUZZATI-TRAVERSO (*Drosophila* Information Service 22, 1948, p. 69) tritt *bifasciata* als endgültiger und einziger Name der Art in Kraft.

*Verbreitung*: von POMINI in Piave und Pavia gefunden. Schweiz: ausser im Jura im ganzen Gebiet nachgewiesen. Über die Ökologie der Art kann wegen der geringen sicheren Fangzahlen noch nichts ausgesagt werden. Die Art ist sehr schwer bestimmbar und wird wohl viel mit *D. obscuroides* verwechselt.

***Drosophila ambigua* Pomini, 1940.**

♂. Arista mit 7—8 Strahlen. Zweites Fühlerglied braun, drittes schwarzbraun. Stirne weniger als halb so breit wie der Kopf, vorn bis zum Ozellendreieck braunrot, hinten dunkelbraun, matt. Ozellendreieck und Orbiten dunkelbraun. Zweite Orbitale  $\frac{1}{3}$  der dritten. Zweite Oralborste fast  $\frac{1}{2}$  der ersten. Gesicht und Palpen gelbbraun. Carina bis zur Oberlippe reichend, vorstehend, breit und flach. Wangen braun, ihre grösste Breite  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  des grössten Augendurchmessers. Augen dunkelrot, mit dichter, schwarzer Pilosität.

Mesonotum dunkel graubraun, matt glänzend. Scutellum gleichfarbig, bei jungen Tieren mit hellem Randsaum. Pleuren und Beine braun. 6 oder 8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergent. Sterno-Index 0,5. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine je ein kurzer, zur Tarsenlängsachse etwas schief stehender Geschlechtskamm (Abb. 15, Tab. 6). Die ersten beiden Tarsenglieder der Vorderbeine etwa gleich lang. Flügelfläche farblos, Adern gelbbraun. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{2}{5}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 2,9; 4th-vein-Index ca. 1,9; 4c-Index ca. 0,9; 5x-Index ca. 1,3.

Abdominaltergite dunkelbraun. Auf den Forcipes je eine Reihe von ca. 8 schwarzen, zahnförmigen Borsten.

Körperlänge: ♀ 2,7—3,0 mm, ♂ 2,0—2,8 mm.

Flügelänge: ♀ 2,9—3,2 mm, ♂ 2,2—2,8 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden orange, proximaler Teil schlauchförmig, distaler Teil elliptisch (Abb. 18). Spermatheken kugelig, chitiniert. Ventrals Receptaculum eine N-förmige Schleife, der ventralen Uterusfläche aufliegend. Hintere und vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Armen.

Eier mit zwei terminal verdickten Filamenten.

Puppen hell gelbbraun, mit kaum vorstehenden vorderen Spirakeln.

*Verbreitung und Ökologie:* Funde wurden registriert in Italien und England. Die Art kommt in der ganzen Schweiz vor, doch gewann ich über ihre relative Häufigkeit noch kein Bild. Während der Feldarbeit war ich nicht imstande, die Art zu bestimmen und sie wurde zusammen mit *D. bifasciata* unter „unbestimmte Arten der *obscura*-Gruppe (Tab. 4) registriert. Die Art scheint nicht selten zu sein und dürfte in Kulturbiotopen an Populationsdichte mit *D. subobscura* konkurrieren. Höchste Fundorte: Hospental (1500 m), Davos (1560 m), Zernez (1500 m) und Sils (1800 m).

**Drosophila subobscura Collin. 1936. POMINI 1940.**

♂. Arista mit 6—8, meist 7 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes braun. Stirn grau, dunkelbraun oder schwarz, je nach Alter. Stirn-Vorderrand heller braun, bei jungen Tieren rötlich wie bei *D. ambigua*. Orbiten und Ozellendreieck schwarzbraun, mit schwachem Glanz. Zweite Orbitale  $\frac{1}{3}$  der dritten. Zweite Oralborste  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  der ersten. Gesicht und Palpen gelblich, Carinarücken grau, schmal. Carina bis zur Oberlippe reichend und vorstehend. Wangen hell graubraun,

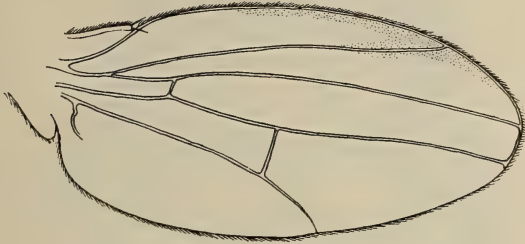


ABB. 22.

Flügel von *D. subobscura*. Vergr. 25 ×.

ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{6}$  des grössten Augendurchmessers. Augen leuchtend rot.

Mesonotum, Scutellum und Pleuren dunkel grau bis schwarz und grau schimmernd. Mesonotum bei jungen Tieren zudem mit Bronzeschimmer und zwei stärker glänzenden Längsstreifen, die bei geeigneter Beleuchtung und vor allem vor dem Scutellum sichtbar sind.<sup>1</sup> Pleuren graubraun, Beine blassgelb oder grau. 6—8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare parallel bis konvergent. Sterno-Index 0,5—0,65. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine je ein relativ langer, zur Tarsenlängsachse mehr oder weniger parallel stehender Geschlechtskamm (Abb. 16, Tab. 6). Flügelfläche farblos, jedoch längs der Costa bis zur Mitte des dritten Costalabschnitts sowie längs der II. Längsader in ihrem distalen Bereich grau (Abb. 22). Adern gelblich. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis über  $\frac{1}{2}$  des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index ca. 2,4; 4th-vein-Index ca. 1,9; 4c-Index ca. 1,0; 5x-Index ca. 1,7.

Abdominaltergite grauschwarz wie Thorax, glänzender. Auf den Forcipes je eine Reihe von ca. 7 schwarzen, zahnförmigen Borsten.

<sup>1</sup> POMINI beschreibt die Farbe des Mesonotums als uniform sepiabraun, was besonders bei alten Tieren und getrocknetem Sammelmateriale gut zutrifft. Lebende Tiere sind fast einheitlich grau bis schwarz, hellere Körperstellen blass graugelb.



Ventrales Ende der Analplatten verjüngt und mit einer Gruppe dichtstehender, kleiner, schwarzer Borsten besetzt (Abb. 19).

Körperlänge: ♀ 2,3—3,7 mm, ♂ 2,0—2,9 mm.

Flügelänge: ♀ 2,5—3,2 mm, ♂ 2,1—2,7 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden orange, proximaler Teil relativ lang, schlauchförmig, distaler Teil schlank elliptisch (Abb. 18). Die Paragonien sind relativ gross und erreichen fast die Länge der Hoden. Chitinierte Spermathekenkapsel pilzförmig. Ventrales Receptaculum eine V-förmige Schleife, der ventralen Uterusfläche aufliegend. Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden.

Eier mit zwei terminal verdickten Filamenten.

Puppen hell gelbbraun. Vordere Spirakel mit ca. 8 Aesten. Horn-Index ca. 15.

*Verbreitung und Ökologie:* *D. subobscura* kann als häufigste Wildbiotopart der Schweiz bezeichnet werden. Sie dominiert in vielen Biotopen des Mittellandes (S. 143) und steigt in den Voralpen und Alpen in die höchsten Lagen, in denen noch *Drosophila*-Individuen gefangen wurden (S. 157). In Wäldern des Mittellandes tritt sie zahlenmässig meist hinter *D. obscuroides* zurück (S. 142). In England ist *D. subobscura* bedeutend seltener als *D. obscuroides*<sup>1</sup>. BUZZATI (*Drosophila* Information Service 22, p. 69) fand Larven von *D. subobscura* in auf dem Waldboden liegenden Beeren des Hornstrauches, *Cornus spec.*, September 1948. *D. subobscura* wurde ebenfalls nachgewiesen in Italien, Deutschland, Österreich, und ihre Verbreitung erstreckt sich wahrscheinlich über das ganze Gebiet von Mitteleuropa.

Höchste Fangorte: Schynige Platte (2000 m), Fetan (1700 m), Sils Maria (1800 m).

### ***Drosophila alpina* Burla, 1948.**

♀, ♂. Arista mit 7—8 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes dunkelbraun, nicht viel länger als breit. Stirn vorn breiter als median lang, nach hinten breiter werdend, vorn an den Seiten braun, hinten schwarzbraun. Zweite Orbitale ca.  $\frac{1}{3}$  der ersten. Zweite Oralborste ca.  $\frac{1}{3}$  der ersten. Palpen gelb. Carina bis zur Oberlippe reichend und vorstehend. Gesicht braun. Grösste Breite der Wangen ca.  $\frac{1}{4}$  des grössten Augendurchmessers.

Mesonotum dunkelbraun mit Grau- und Bronzeschimmer, die Schultern und Quernaht- und Notopleuralbereich gelbbraun. Thorakal-

<sup>1</sup> Persönliche Mitteilung von Prof. J. B. S. Haldane.



pleuren gelbbraun, Beine gelb. 6 Reihen Akrostichalhaare. Scutellum braun. Vordere Scutellare konvergierend. Sterno-Index 0.55-0.6. Apikalborsten auf den Tibien des zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine je ein langer, vielborstiger Geschlechtsskamm (erster

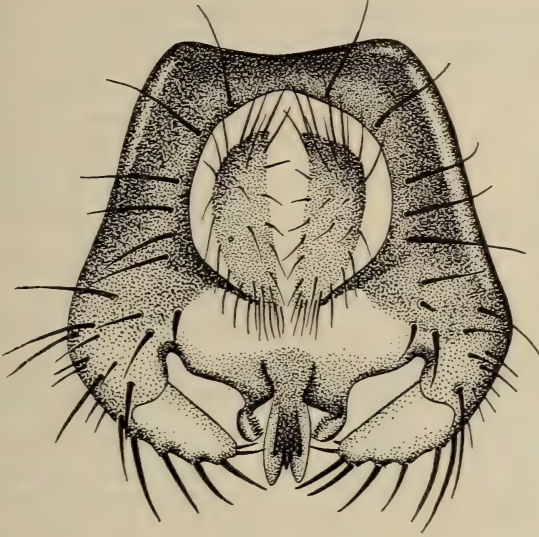


Abb. 23.

Genitalbogen von *D. alpina* (♂). Vergr. 190 ×.

Kamm 14—16, zweiter Kamm 11—14 Borsten), der Tarsenlängsachse parallel inseriert (Abb. 16). Flügelfläche und Adern gelblich. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{2}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 2,4; 4th-vein-Index ca. 2,3; 4c-Index ca. 1,2; 5x-Index ca. 1,6.

Vordere Abdominaltergite gelbbraun, beim ♀ graubraun, hintere dunkler bis schwarzbraun. Genitalbogen ohne schwarze Forcepsbedornung (Abb. 23). Vaginalplatten gelb, apikal breit gerundet.

Innere Körpermerkmale: Hoden hell orange, keulenförmig; proximaler und distaler Teil ungewunden wie bei *D. obscuroides* (Abb. 18). Spermatheken chitinisiert, kugelig, dunkelbraun. Ventrales Receptaculum eine N-förmige Schleife, der ventralen Uteruswand aufliegend. Hintere und vordere Arme der Malpighischen Gefäße mit freien Enden.

Eier mit zwei kurzen, terminal nicht verbreiterten Filamenten (Abb. 12, S. 77).

Puppen gelbbraun, vordere Spirakel sehr kurz.

Körperlänge: ♀ 2,5—3,8 mm, ♂ 2,3—3,0 mm.

Flügelänge: ♀ 2,4—3,5 mm, ♂ 2,4—3,1 mm.

**Verbreitung:** *D. alpina* wurde mit einer einzigen Ausnahme (1 Tier aus Langenthal) ausschliesslich in höheren Lagen der Voralpen, der Alpen und des Jura gefunden. Es handelt sich offenbar um eine montane Form (BURLA 1948).

**Verwandtschaftsbeziehung:** *D. alpina* gleicht in Form, Farbe, Grösse, Vorhandensein der beiden Geschlechtskämme und Hodenform den Arten der *obscura*-Gruppe und ist ihnen wahrscheinlich nah verwandt, hat aber, im Gegensatz zu ihnen, gelbe Schultern und Pleuren. Auffallend ist die Länge der Geschlechtskämme sowie das Fehlen der Forcepskämme.



ABB. 24.

Kopf von *D. helvetica* mit der im unteren Gesichtsteil zurückweichenden Carina (C). Rechte Antenne entfernt. Vergr. 62 ×. (Aus Burla, 1948).

#### ***Drosophila helvetica* Burla. 1948.**

♂. Arista mit 7 Strahlen. Zweites Antennenglied gelbbraun, drittes dunkelbraun. Stirn vorn breiter als median lang, nach hinten breiter werdend, braun. Zweite Orbitale  $\frac{1}{2}$  der dritten und etwas länger als  $\frac{1}{2}$  der ersten, ausserhalb und hinter dieser stehend. Zweite Oralborste klein, weniger als  $\frac{1}{4}$  der ersten. Palpen gelbbraun mit präapikaler Borste. Carina in der untern Gesichtshälfte zurückweichend (Abb. 24). Gesicht braun. Wangen braun, ihre grösste Breite

ca.  $\frac{1}{5}$  des grössten Augendurchmessers.

Mesonotum dunkelbraun, Thoraxseiten heller, Beine gelbbraun. 6 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergierend. Sterno-Index ca. 0,55. Apikale an Mitteltibien, Präapikale an den Tibien aller drei Beinpaare. An den Vorderbeinen je 2 kleine, fast quer stehende Geschlechtskämme, aus 3—5 auf dem ersten und 2—3 Borsten auf dem zweiten Tarsenglied bestehend (Abb. 16). Flügel Fläche farblos, Adern bräunlich. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{2}{5}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index 2,2—2,8; 4th-vein-Index 2,1—2,3; 4c-Index 1,0—1,4; 5x-Index 1,7—2,2.

Abdominaltergite braun.

Körperlänge: ♀ 2,3—3,0 mm, ♂ 1,9—2,6 mm.

Flügelänge: ♀ 2,2—2,7 mm, ♂ 2,1—2,6 mm.

♀. Vaginalplatten braun gesäumt, wenig auffallend bedornt (Abb. 25).

Innere Körpermerkmale: Hoden bräunlich-orange, proximaler Teil ungewunden, distaler Teil spiralig, mit einer Windung. Chitinisierter Teil der Spermatheken pilzhutförmig. Ventrales Receptaculum ein doppeltes U, der Uterusfläche anliegend. Die je zwei vorderen und hinteren Arme der Malpighischen Gefässe frei.

Eier mit zwei terminal verdickten Filamenten (Abb. 12, S. 77).

Puppen hell gelbbraun. Vordere Spirakel mit je ca. 8 Aesten. Horn-Index ca. 13.

*Verbreitung und Ökologie:* Häufig in der ganzen Schweiz, ausser in den höheren Lagen der Alpen. Höchster Fangplatz: Putz (Juli bis August 1947, 1067 m). Am häufigsten in Waldrändern des Voralpengebiets.

Das auf S. 139 wiedergegebene Fangprotokoll zeigt charakteristisch die Vorliebe von *D. helvetica* für den Biotop Waldrand.

Subgenus *Drosophila* Fallén.

STURTEVANT 1942.

Typus: *Musca funebris* Fabricius.

3 oder 4 Eifilamente, wenigstens die vordern spitz zulaufend. Ventrales Receptaculum lang, dünn, gewöhnlich spiralisiert. Hoden lang, spiralisiert. Hintere Malpighische Gefässe bilden um den Darm eine geschlossene Schlinge, ihre distalen Enden berühren sich oder sind verschmolzen mit kontinuierlichem Lumen. Die dunkeln Hinterrandbinden der Abdominaltergite in der Medianen meist verschmälert oder unterbrochen. Sterno-Index ca. 0,5 oder mehr. Wangen oft breit. Vordere Puppenspirakel mit ihren Stämmen oft länger als  $\frac{1}{5}$  der Puppe.

Das grösste Subgenus, das die meisten Gruppen und Arten enthält. STURTEVANT unterschied 14 Gruppen (S. 37).

### 1. *quinaria*-Gruppe.

Gelbe, glänzende Arten. Eier mit drei Filamenten. Flügelqueradern beschattet. Dunkle Abdominalbinden oft in Flecken unterteilt. Arista mit 9-11 Strahlen.

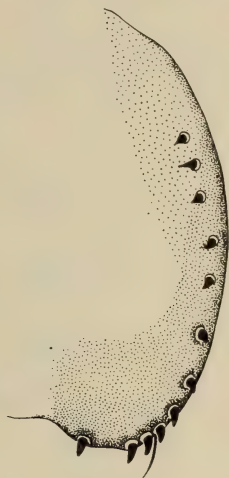


ABB. 25.

Vaginalplatte von *D. helvetica*. Vergr. 295 ×.  
(Aus Burla, 1948.)

Die beiden Arten *D. histrio* (S. 121) und *D. immigrans* (S. 119) gleichen den Arten der *quinaria*-Gruppe. *D. immigrans* ist an der

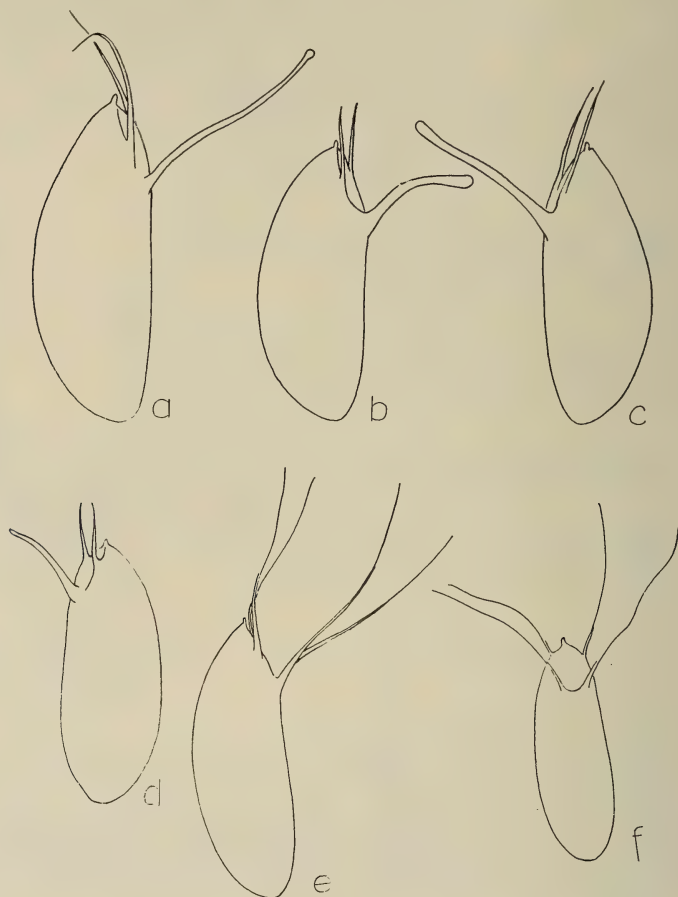


ABB. 26.

Eier von Arten des Subgenus *Drosophila*: *D. limbata* (a), *D. phalerata* (b), *D. kuntzei* (c), *D. transversa* (d) = vier Arten der *quinaria*-Gruppe; *D. littoralis* (e), *D. testacea* (f). Vergr. 64 ×.

Reihe kleiner Borsten auf den Femora erkennbar, *D. histrio* an den grossen, dunkeln Dreiecksflecken auf den Tergiten, am Borstenmuster der Forcipes, an den relativ kleinen Vaginalplatten und an den kleinen Spermathekenkapseln.



**Drosophila transversa** Fallén, 1823. PATTERSON 1943.

♂, ♀. Arista mit 9—10 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelb, drittes dunkler. Stirn fast  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, hinten breiter, gelb, matt. Zweite Orbitale kaum  $\frac{1}{4}$  der ersten. **Zweite Oralborste  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  der ersten.** Carina breit, flach. Gesicht gelb, matt. Rüssel und Palpen gelb. Wangen gelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{6}$  des grössten Augendurchmessers. Augen orangerot, mit blasser Pubeszenz.

Mesonotum und Scutellum gelb, leicht glänzend. Pleuren und Beine gelb. **6 Reihen Akrostichalhaare.** Vordere Scutellare konvergent. Apikal-



Abb. 27.

Fleckenmuster der Abdominaltergite von *D. transversa*. ♀ und ♂.  
Das ♂ ist schwach ausgefärbt. Vergr. ca. 24 ×.

borsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare. Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Sterno-Index ca. 0,64. **Flügel farblos, jedoch beide Queradern bewölkt.** 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{3}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 3,5; 4th-vein-Index ca. 1,8; 5x-Index ca. 1,1; 4c-Index ca. 0,9.

**Abdominaltergite gelb, mit vier schwarzen Hinterrandflecken auf dem 2.—5. Tergit** und zwei grösseren Flecken auf dem sechsten (Abb. 27).

Körperlänge: ♀ 2,6—3,4 mm, ♂ 2,5—2,9 mm.

Flügelänge: ♀ 2,9—3,2 mm, ♂ 2,6—3,1 mm.

Innere Merkmale: Hoden blass cremefarbig, mit 2 inneren und 7 äusseren Windungen. Spermapumpe mit zwei sehr langen Divertikeln. Spermatheken länglich, chitiniert. Ventrals Receptaculum eine unregelmässige Spirale von ca. 80 Windungen.

Eier mit drei Filamenten, das mittlere verdickt.

Puppen braun, vordere Spirakel mit ca. 7 Aesten, Horn-Index ca. 16,0.

**Verbreitung und Ökologie:** Weite Verbreitung in den östlichen U.S.A. Nach STURTEVANT auch in Holland registriert (PATTERSON 1942). DUDA (1935): „In Europa in Wäldern überall häufig. Die Larven wurden aus faulen Pilzen gezüchtet... Europa, Amerika sept.“

Schweiz: Fundorte in der ganzen Schweiz, geringe Fangzahlen.

Die Art zeigt eine ziemlich gleichmässige Verteilung in den Fangzahlen von Frühling bis Herbst. Sie scheint typische Waldart zu sein und ist nach Abb. 44 in höheren Lagen relativ häufiger als im Tiefland. In seltenen Fällen wird sie auch in Obstwiesen und bei Häusern gefangen, doch nie in Häusern. Die höchste Station, in der *D. transversa* gefangen wurde, ist Sils Maria (1800 m).

***Drosophila phalerata* Meigen. 1830. DUDA 1935.**

♂. Arista mit ca. 10—12 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelb, drittes dunkler. Stirn gelb, matt. Ozellendreieck braun. Zweite Orbitale dünn,



ABB. 28.

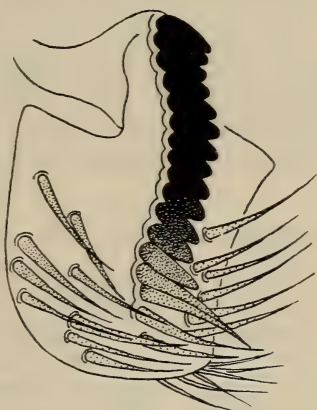
Färbungsmuster der Abdominaltergite von *D. phalerata*, ♀ und ♂.  
Das ♀ ist schwach ausgefärbt. Vergr. ca. 20 ×.

$\frac{1}{4}$  der dritten. **Zweite Oralborste**  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  der ersten. Gesicht und Taster gelb. Carina nasenförmig und bis zur Oberlippe reichend. Wangen gelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{6}$  des grössten Augendurchmessers.

Mesonotum gelbbraun, selten diffus braun gestreift, glänzend. Scutellum weniger glänzend, gelbbraun. Pleuren gelbbraun bis grau, Beine gelb. **6 Reihen Akrostichalhaare.** Vordere Scutellarborsten divergierend. Sterno-Index ca. 0,6. Apikalborsten an den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare. Präapikale an den Tibien aller drei Beinpaare. Auf den ersten beiden Tarsengliedern der Vorderbeine Gruppen langer, gelber

Haare. Flügelfläche gelblich. **Die beiden Queradern schwarz und wenig ausgedehnt dunkel gesäumt.** 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Costal-Index 3,0—4,0; 4th-vein-Index ca. 1,6; 4c-Index ca. 0,7; 5x-Index 1,0—1,3.

Abdominaltergite gelb, die vier vorderen bereift und wenigglänzend. **Zweites bis viertes Tergit mit median unterbrochenen, schwarzen Hinterrandbinden, jede Hinterrandbindenhälfte vorn teils ausgebuchtet, teils unterbrochen,** lateral verschmälert und bei ausgefärbten Tieren bis zu den Tergitseitenrändern reichend. Fünftes und sechstes Tergit glänzend schwarz, das fünfte median mit einem mehr oder weniger deutlichen, gelben Medianstrich (Abb. 28). Forceps siehe Abb. 29.



distal

Abb. 29.

Forceps von *D. phalerata* (♂).  
Vergr. 450 ×.

Körperlänge:

♀ 3,5—3,9 mm, ♂ 2,9—3,5 mm.

Flügelänge:

♀ 3,4—3,7 mm, ♂ 2,9—3,3 mm.

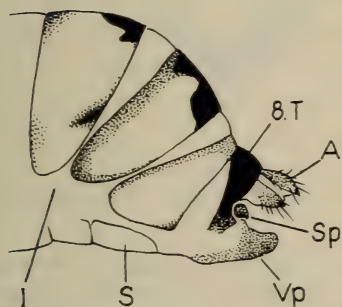


Abb. 30.

Distaler Teil des Abdomens von *D. phalerata*, ♀: eine braune Spange ist sichtbar zwischen Vaginalplatten (Vp) und Afterpapille (A). I = Intersegmentalhaut, S = Sternit, T = Tergit. Vergr. 34 ×.

♀. Am fünften und sechsten Abdominaltergit die Zeichnung der vorgehenden Tergite (Abb. 28).

Innere Körpermerkmale: Hoden gelb, mit 4 innern Windungen, wovon die erste die weiteste ist und der Hodenschlauch an dieser Stelle am dicksten ist, und 10 äusseren Windungen von unterschiedlicher Dicke. Spermapumpe mit zwei Divertikeln. Spermatheken birnförmig, chitiniert. Ventrales Receptaculum eine unregelmässige Spirale von ca. 61 Windungen, die ersten 12 davon weit. Die zwei vorderen Arme der Malpighischen Gefässe haben freie Enden, die zwei hinteren sind terminal verschmolzen, mit durchgehendem Lumen.

Eier mit drei Filamenten, das mittlere verdickt.

Puppen hellbraun, vordere Spirakel mit je 8—10 verklebten Aesten; Horn-Index ca. 16,0.

*Verbreitung und Ökologie:* DUDA: „In Europa überall sehr häufig, doch an Obst und an Fenstern fehlend oder nur ausnahmsweise zu finden“. Europa.

In der Schweiz weit verbreitet, sowohl im Mittelland wie im Jura und in den Alpen, findet sich vor allem in Wäldern. Wenige Funde aus Kulturbiotopen (Tab. 41, S. 136). Von Mai bis Oktober gefangen, mit grössten Fangzahlen im Juli (1946). Höchste Fangplätze: Hospental (1500 m) und Davos (1560 m).

#### **Drosophila kuntzei Duda. 1924.**

♂. Arista mit 9–13 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelb, drittes dunkler. Stirn gelbbraun, matt. Ozellenfleck dunkler. Zweite Orbitale dünn,  $\frac{1}{4}$  der ersten. **Zweite Oralborste  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  der ersten.** Gesicht gelbbraun, Rüssel und Taster gelb. Carina nasenförmig vorstehend und bis zur Oberlippe reichend. Wangen gelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{5}$  des grössten Augendurchmessers. Augen kurz und zerstreut behaart.



ABB. 31.

Färbungsmuster der Abdominaltergite von *D. kuntzei*, ♀ und ♂. Vergr. ca. 18 ×.

Mesonotum und Scutellum gelbbraun, glänzend. **8 Reihen Akrostichalhaare.** Vordere Scutellare divergierend. Sterno-Index 0,65. Beine gelb. Apikalborsten an den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale an den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche gelblichgrau, Adern braun, **die Queradern schwarz und intensiver dunkel gesäumt als bei *D. phalerata*.** 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis  $\frac{1}{2}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 3,6; 4th-vein-Index ca. 1,7; 4c-Index ca. 0,7; 5x-Index ca. 1,1.

Abdominaltergite gelb, nur das fünfte stark glänzend, mit median schmal unterbrochenen Hinterrandbinden. **Die einzelnen Hinterrandbinden-Hälften vorn geradlinig begrenzt oder ausgebuchtet, aber nicht unterbrochen.** Sechstes Tergit schwarz. (Abb. 31). Forceps siehe Abb. 32.



Körperlänge: ♀ 3,6—3,9 mm, ♂ 3,0—3,9 mm.

Flügelänge: ♀ 3,3—3,8 mm, ♂ 2,9—3,8 mm.

♀. Sechstes Abdominaltergit gelb, mit schwarzer, median verbreiteter und bis zum Tergitvorderrand reichender Hinterrandbinde.

Innere Körpermerkmale: Hoden mit drei innern, gelben Windungen und 9 äussern von unterschiedlicher Windungsweite und Farbe von farblos bis gelblich. Die proximale Windung der 3 innern ist die grösste, die beiden andern sind zunehmend stark verengt. Spermapumpe mit zwei kurzen Divertikeln. Spermatheken birnförmig, chitinisiert. Ventrales Receptaculum eine unregelmässige Spirale von ca. 54 Windungen. Die zwei vorderen Arme der Malpighischen Gefässe haben freie Enden, die zwei hinteren sind terminal verschmolzen, mit durchgehendem Lumen.

Eier mit drei Filamenten, das mittlere verdickt.

Puppen hellbraun, vordere Spirakel mit je 16—18 verklebten Aesten; Horn-Index ca. 7,3.

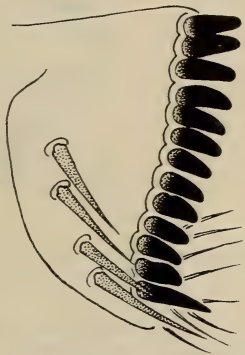


ABB. 32.

Forceps von *D. kuntzei* (♂).  
Vergr. 450 ×.

**Verbreitung und Ökologie:** DUDA gab Fundorte an im Saargebiet, in der Bretagne und fand Sammelstücke in den Museen von Stuttgart und in Ungarn. Er bezeichnete die Art als selten. *D. kuntzei* kommt, ausser in den höheren Alpenlagen, in der ganzen Schweiz vor, vor allem in Wäldern. Seltener kann sie auch in Obstwiesen und bei Häusern gefangen werden (S. 136). Sie ist ein typischer *Drosophilafauna*-Bestandteil der Laubwälder tieferer Lagen. Interessant war ihr häufiges Vorkommen bei einer Waldquelle, nahe Buix (S. 140). Ihr Häufigkeitsmaximum hat sie nach den Ergebnissen von 1946 im Juli.

***Drosophila limbata* von Roser. 1840. DUDA 1935.**

♀, ♂. Arista mit 8—10 Strahlen. Fühler gelb. Stirn vorn fast halb so breit wie der Kopf, gelb. Zweite Orbitale fein,  $\frac{1}{3}$  der ersten. Zweite Oralborste  $\frac{1}{2}$ — $\frac{4}{5}$  der ersten. Gesicht und Palpen gelb. Carina gelb, nasenförmig und tief reichend. Wangen gelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{4}$  des längsten Augendurchmessers. Augen rot, spärlich gelb und fein pilos.

Thorax und Scutellum gelbbraun, glänzend. Pleuren heller, mattglänzend. **6 Reihen Akrostichalhaare.** Vordere Scutellarborsten divergierend. Sterno-Index ca. 0,5. Beine gelb. Apikalborsten auf den Tibien

der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche gelblich, **beide Queradern schwarz und dunkel gesäumt**. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{2}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index 3,0—3,5; 4th-vein-Index ca. 1,6; 4c-Index ca. 0,8; 5x-Index ca. 1,1.



Abb. 33.

Hinterrandbinden der Abdominaltergite von *D. limbata*, ♀ und ♂. Vergr. ca. 18 ×.

**Abdominaltergite gelb, glänzend, das zweite bis fünfte mit ziemlich schmalen und ziemlich verwachsenen, dunkeln Hinterrandbinden, die am zweiten bis vierten Tergit median so breit getrennt sind, wie sie jederseits lang sind. Lateral verschmälern sie sich und gehen in strichförmige Hinterrandsäume über.** Am fünften Tergit stehen die Bindenhälften einander am nächsten. Sechstes Tergit gelb, bei alten Individuen braun bis schwarzbraun. Bei jungen Tieren sind die dunkeln Hinterrandbinden-Hälften nur auf dem 2. bis 3. oder 4. Tergit sichtbar.

Forceps siehe Abbildung 34. Vaginalplatten gelb, gleichen in der Form denen von *D. kuntzei*, sind aber apikal breiter gerundet.

Körperlänge: ♀ 3,6—3,9 mm, ♂ 3,2—3,6 mm.

Flügelänge: ♀ 3,4—3,7 mm, ♂ 2,9—3,4 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden farblos bis hellgelb, mit 2 inneren und 8 äusseren Windungen. Samenpumpe mit zwei Divertikeln von ca. doppelter Pumpenlänge. Spermatheken schwach chitinisiert, oval, hellbraun. Ventrals Receptaculum mit ca. 36 Windungen. Vordere Arme der Malpighischen Gefässe frei, hintere miteinander terminal verschmolzen unter Bildung eines kontinuierlichen Lumens.

Eier mit drei Filamenten (Abb. 26, S. 100).

Puppen braun, Horn-Index 6,8—7,5. Vordere Spirakel mit ca. 13 Armen.

**Verbreitung:** DUDA bezeichnet die Art als viel seltener als *D. transversa* und gibt Funde an aus Schlesien, Westfalen, Bre-

tagne, Ungarn, Oesterreich, Amurgebiet, Leningrad und Tirol. Schweiz: seltene Art, im ganzen Gebiet ausser in den Alpen registriert. Die meisten Tiere wurden in freistehenden Gehölzen

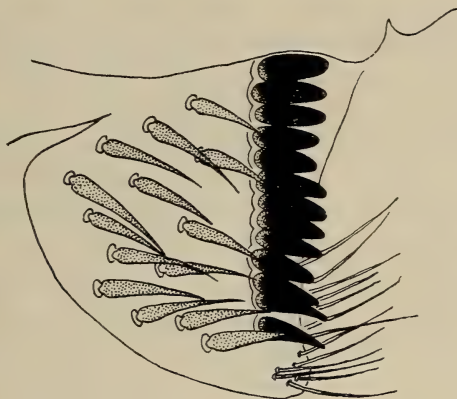


ABB. 34.

Forceps von *D. limbata* (♂). Vergr. 450 ×.

gefunden. Höchster Fangplatz: Baltschieder (660 m). Dichtemaximum wahrscheinlich Juni-Juli.

#### 4. *virilis*-Gruppe.

Dunkle Arten. Vordere Scutellare divergent. Distale Flügelquerader beschattet. Sterno-Index ca. 0,8—0,9.

STURTEVANT gibt fünf nearktische oder holarktische Arten als zu der Gruppe gehörig an. Dazu kommen *D. littoralis* und wahrscheinlich *D. unimaculata*.<sup>1</sup>

#### *Drosophila littoralis* Meigen. 1830.

♂, ♀. Arista mit 7—8 Strahlen. Zweites Fühlerglied braun, drittes dunkler bis schwarz. Stirn matt, rotbraun, hinten schwarz werdend. Ozellendreieck und Orbiten graubraun. Zweite Orbitale  $\frac{1}{2}$  der ersten.

<sup>1</sup> Prof. J. T. PATTERSON und H. NATER bezweifeln, dass *D. unimaculata* der *virilis*-Gruppe angehört (persönliche Mitteilungen, 1950) und weisen auf Merkmale, die eher eine Einordnung der Art in die *melanica*-Gruppe nahelegen. Allerdings hat *D. unimaculata* vier Eifilamente (zwei bei *melanica*-Arten). Die systematische Stellung von *D. unimaculata* bleibt also noch abzuklären.

Zweite Oralborste fein, knapp  $\frac{1}{2}$  der ersten. Gesicht rotgelb bis grauschwarz. Carina breit, nasenförmig vorstehend und bis zur Oberlippe reichend, median längsgefurcht. Wangen graugelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  des grössten Augendurchmessers. Augen dunkelrot.

**Mesonotum dunkel rotbraun, mattglänzend, zwischen den mittleren Reihen der Akrostichalhaare gelbgrau bereift, seitlich davon mit diffusen,**

**dunkel braunroten Längsstreifen, die vorn verkürzt sind und hinten bis zum Scutellum reichen. Zwischen den Schultern und den Quereindrücken ist das Mesonotum lateral diffus dunkelbraun gefleckt, und hinter den Quereindrücken diffus dunkelbraun längsgestreift.** Schildchen grau-braun, matter als das Mesonotum. **Pleuren rotbraun, ausgedehnt schwarzgrau gefleckt.** 6 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare divergent. Sterno-Index ca. 0,8—0,9. Beine gelbbraun bis rotbraun, teilweise verdunkelt und grau bereift. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche grau, Adern braun. **Distale Querader schwarz gesäumt, proximale heller gesäumt.** 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{3}{5}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 3,2; 4th-vein-Index ca. 1,5; 4c-Index ca. 0,7; 5x-Index ca. 1,2.

Abdominaltergite bereift und schwarz behaart, matt glänzend, schwarzbraun. Vaginalplatten siehe Abbildung 35. **Abdominalsternite gross, dunkel, bräunlich.**

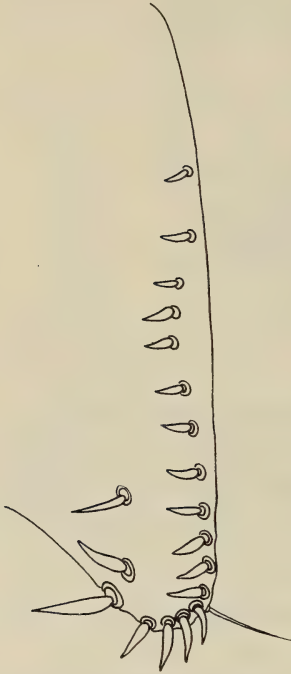


ABB. 35.

Vaginalplatte von *D. littoralis* (♀). Vergr. 255 ×.

Körperlänge: ♀ 3,6—4,3 mm, ♂ 3,0—3,9 mm.

Flügelänge: ♀ 3,4—3,6 mm, ♂ 3,2—3,5 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden mit 6 innern, dunkel rostroten Windungen und 8 äussern, orangen. Spermatheken kugelig, chitiniert. Ventrals Receptaculum eine unregelmässige Spirale von ca. 53 Windungen. Die beiden vordern Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, die Enden der hinteren Arme terminal miteinander verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens (Abb. 7, S. 63).

Eier mit 4 langen, fadenförmigen Filamenten.

Puppen länglich, braun, gegen Ende der Puppenzeit dunkel rotbraun bis fast schwarz. Vordere Spirakel mit je ca. 18 verklebten Aesten,



8—9 davon sehr kurz. Horn-Index ca. 12 (Abb. 8, S. 64). Ventral apikal ein schwarzer Fleck an der Stelle des larvalen osmoregulatorischen Organs (GLOOR 1950), in seiner deutlichen Ausbildung ein Charakteristikum der *virilis*-Gruppe (Patterson: „anal pore“, persönliche Mitteilung).

**Verbreitung und Ökologie:** DUDA fand die Art in Schlesien an Waldbächen, zusammen mit *D. unimaculata*, doch seltener als diese. Schweiz: im ganzen Gebiet gefunden, nicht selten. *D. littoralis* ist Wildart und bevorzugt Waldränder und freistehende Gehölze (S. 136) in der Nähe von Gewässern. An bewaldeten Uferstellen des Mittellandes kann sie die dominierende Art sein.

In Tabelle 8 wurden alle Fänge an Uferstandorten des zweiten Fangsommers zusammengefasst. Verwendet wurden nur Fangergebnisse von Uferstellen an fliessendem Wasser, das heisst an Bächen, Flüssen, Seen, Quellen, wasserführenden Gräben und Bergbächen (temporär austrocknend).

TABELLE 8.

*Relative Häufigkeit von D. littoralis in Uferstandorten.*

	Mittelland	Voralpen	Alpen
	Individuen		
Alle Arten zusammen . . . . .	914	386	1 344
Davon <i>D. littoralis</i> . . . . .	202	64	1
<i>D. littoralis</i> in % der Gesamtfänge .	22%	17%	0,1%

***Drosophila unimaculata* Strobl, 1893. DUDA 1935.**

♂, ♀. Arista mit 8—9 Strahlen. Zweites Fühlerglied braun, drittes dunkler bis schwarz. Stirn gelb, matt. Orbiten, Ozellendreieck und V-förmig sich abhebende Stirnstriemen dunkler, braungrau. Zweite Orbitale  $\frac{1}{2}$  der ersten. Zweite Orale  $\frac{1}{3}$  der ersten. Gesicht gelb, die schmale, nasenförmig vorragende und bis zur Oberlippe reichende Carina schwärzlich. Taster und Rüssel gelblich bis hellbraun. Wangen gelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{4}$  des grössten Augendurchmessers. Augen sepia, dicht und kurz behaart.

**Mesonotum und Scutellum hellbraun, fein lederartig strukturiert, mit ockerfarbigem Seidenschimmer.** Undeutliche Längsstreifung des Mesonotums durch verschiedene Farbe des Schimmers: in der Mitte

ein grünliches Band, seitlich davon grau. DUDA charakterisiert die Mesonotumfärbung wie folgt: „Thorax durch dichte Bereifung matt. Schultern hellgelb. Mesonotum hellgelb, mit drei breiten, dunkelgrauen, diffus begrenzten Längsstreifen und, einwärts der Dorsozentralhaare, an den hinteren  $\frac{2}{3}$  des Mesonotums mit jederseits einem rotbraunen Längsstreifen, der oft in zwei langovale Flecken aufgelöst ist.“

Pleuren gelblich, diffus grau gefleckt. 6 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare divergent. Sterno-Index ca. 0,8. Beine gelb, Femora und Tibien teilweise braun. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche gelbbraun, Adern braun, **distale Querader beschattet**, 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis fast  $\frac{1}{2}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 4,0; 4th-vein-Index ca. 1,5; 4c-Index ca. 0,6; 5x-Index ca. 1,2.

Abdominaltergite braungelb, grauschimmernd wie Mesonotum, mit schwarzen, median schmal unterbrochenen, zentral breiteren, lateralwärts sich verschmälernden und vorn geradlinig begrenzten Hinterandbinden. Das 6. Tergit des Männchens ausgedehnter geschwärzt. Abdominalsternite gross, dunkel. Vaginalplatten und Forcepskämme gleichen denen von *D. littoralis*.

Körperlänge: ♀ ca. 4,5 mm, ♂ ca. 4,1 mm.

Flügelänge: ♀ ca. 4,5 mm, ♂ ca. 4,3 mm.

Hoden mit  $2\frac{1}{2}$  innern, gelb orangen und  $2\frac{1}{2}$  bis 3 äussern Windungen, die letzteren sind rostrot-orange, mit helleren Enden. Spermatheken mit kleinen, pilzhutförmigen, braunen chitinierten Kapseln. Ventrals Receptaculum eine unregelmässige Spirale von ca. 28 Windungen (ein Weibchen sezirt). Die vordern Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, die hinteren Arme terminal miteinander verschmolzen.

Eier mit vier fadenförmigen Filamenten, die so lang sind wie die Eier selbst. Die beiden vorderen Filamente sind in ihrer basalen Hälfte dicker als die hinteren.

**Verbreitung:** DUDA: „STROBL fand die Art bei Seitenstetten (Austria) und Admont (Styria), OLDENBERG spärlich in Linthal (Kanton Glarus)... Ich selbst fand zahlreiche Exemplare an Gebirgsbächen bei Habelschwerdt.“ Schweiz: selten, noch ausschliesslicher an Uferstandorte gebunden als *D. littoralis*. Fundorte:

1946: Merlingen	Juli	Individuen: 7,	bei Wildbach.
Kerns	Juli	» 1	
1948: Vitznau	Juni	» 1,	bei Gebirgsbach, ausgetrocknet.
Haslensee	Juli	» 1,	bei Quelle.
Vorauen	Juli	» 39,	bei Wildbach, aus- getrocknet.

1948: Laufen September Individuen: 3, bei Flussufer.  
 Buix September » 1, bei Bewässerungsgraben

Es scheint, dass *D. unimaculata* an günstigen Plätzen nur kleine, örtlich eng begrenzte Populationen bildet. So fand ich in Vorauen die 39 Individuen nur im waldbeschatteten Bett eines temporär ausgetrockneten Wildbaches; an allen andern Kübelstandorten, die in Vorauen ausgewählt worden waren, fehlte die Art in den Fängen. Im nächsten Jahr 1948 fand ich am gleichen Standort bei Vorauen nochmals mehrere Individuen von *D. unimaculata*.

#### 5. *testacea*-Gruppe. (Subgenus *Acrodrosophila* Duda).

Gelbliche oder bräunliche Arten. Ein Paar verlängerte Akrostichalhaare in präsuturaler Position. Ventrals Receptaculum ohne kleine, enge Spiralwindungen. Pilzfresser.

Die Gruppe umschliesst die beiden Arten *D. testacea* von Roser und *D. putrida* Sturtevant, wovon die erste auch in der Schweiz vorkommt, die zweite eine häufige Art in den südöstlichen U.S.A. ist (PATTERSON 1943).

#### *Drosophila testacea* v. Roser. 1840. DUDA 1935 (*Acrodrosophila*)

♂, ♀. Arista mit 7—10, meistens 8 Strahlen. Fühler gelbbraun, drittes Glied vorn verdunkelt. Stirn vorn wenig breiter als median lang, gelb, matt. Orbiten und Ocellendreieck dunkelbraun, etwas glänzend. Zweite Orbitale sehr fein und kurz. Zweite Oralborste so lang wie die erste, die folgenden fein und kurz. Gesicht gelb. Carina etwas dunkler, nasenförmig vorstehend und bis zur Oberlippe reichend. Wangen gelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{6}$  des grössten Augendurchmessers. Augen dicht und kurz behaart.

**Mesonotum hell- bis dunkelbraun, ziemlich glänzend, rötlichgelb beborstet.** Die Schultern, Quereindrücke und Pleuren sind heller. Scutellum gelb bis schwarzbraun. **6 Reihen Akrostichalhaare, zwischen ihnen auf dem vorderen Mesonotumdrittel (vor den Quereindrücken) zwei deutliche, schwarze, längere Haare**, von der Mitte aus gezählt jederseits in der zweiten Akrostichalreihe inseriert. Vordere Scutellarborsten parallel bis konvergent. Beine gelbbraun. Sterno-Index ca. 0,5. Apikalborsten an den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale an den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche gelblich, Adern braun. Die Queradern nicht oder kaum merklich beschattet. 2 ungleich lange Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{3}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index 2,8—3,3; 4th-vein-Index 1,5—2,0; 4c-Index 0,9—1,4; 5x Index 1,2—1,7.



**Abdominaltergite gelb, glänzend, zart bereift, mit vorn breit, nach hinten zu immer schmaler median unterbrochenen, vorn geradlinig begrenzten schwarzen Hinterrandbinden.**

Körperlänge: ♀ 2,6—3,0 mm, ♂ ca. 2,5 mm.

Flügelänge: ♀ 2,9—3,4 mm, ♂ ca. 2,7 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden gelb, mit 1 bis 2 inneren Windungen. Spermatheken kugelig, der chitinisierte Kern braun, birnförmig. Ventrals Receptaculum eine unregelmässige Spirale von 4—5 Windungen. Die vorderen Arme der Malpighischen Gefässe frei, die hinteren Arme terminal verschmolzen, mit kontinuierlichem Lumen.

Eier mit vier langen, fadenförmigen Filamenten (Abb. 26, S. 100).

Puppen braun, Horn-Index ca. 5,5.

*Verbreitung und Ökologie:* *D. testacea* wurde in Europa und in den westlichen U.S.A. nachgewiesen. Ihr Vorkommen charakterisiert DUDA (1935) in Deutschland mit „von Mai bis September in Wäldern stellenweise sehr häufig“, was mit meinen Beobachtungen im Gebiet der Schweiz übereinstimmt. Ich fand die Art in Buix und Sonceboz in grossen Mengen (S. 140). Ich zog *D. testacea* aus Hutpilzen, die ich in einem Laubwald gesammelt hatte. Wahrscheinlich bilden verschiedene Pilze ihr natürliches Entwicklungssubstrat. Für die andere Art der Gruppe schreibt STURTEVANT (1921): „The species is very common about fleshy fungi, in which it breeds. I have also reared it from potato...“. PATTERSON (1943) zeigt ein Saison-Diagramm von *D. putrida* mit drei Häufigkeitsmaxima und gibt die Erklärung, dass sie mit Regenfällen und nachfolgender, üppiger Pilzentwicklung in Zusammenhang zu bringen seien. DUDA bezeichnete *D. putrida* und *D. testacea* als identisch. Diese Ansicht ist sicher falsch, denn beide Arten kommen in den U.S.A. nebeneinander und mit unterschiedlicher Häufigkeit vor und sind morphologisch an der verschiedenen Ausbildung der beiden präsuturalen Akrostichalborsten zu unterscheiden. WHARTON (1943) gibt zudem für die beiden Arten verschiedene Metaphasen-Chromosomenbilder an.

#### 6. *tripunctata*-Gruppe.

Gelb. Drittes bis fünftes Abdominaltergit mit je einem medianen schwarzen Flecken. Arista mit ca. 12 Strahlen. Costal-Index ca. 4,3

Nach STURTEVANT (1942) umschliesst die Gruppe die in Nordamerika vorkommende Art *D. tripunctata* sowie vielleicht *D. histrio*.



Zur Aufnahme der letzteren Art müsste die Gruppencharakteristik allerdings erweitert werden. Da die Frage der Einordnung von *D. histrio* zur *tripunctata*-Gruppe noch nicht entschieden ist, setze ich die Artbeschreibung von *D. histrio* an den Schluss der Beschreibungssammlung zu den ebenfalls nicht eingeordneten Arten *D. fenestrarum*, *D. pallida* und *D. nigrosparsa*.

### 7. *funebnis*-Gruppe.

Rötlich braune Arten. Sterno-Index ca. 0,7. Puppenhorn etwa  $\frac{1}{5}$  des Pupariums. Arista mit 10-11 Strahlen. Abdomen der Männchen weitgehend schwarz.

Enthält *D. funebnis* und zwei nearktische Arten (STALKER und SPENCER).

### *Drosophila funebnis* Fabricius. 1787. PATTERSON 1935.

♀, ♂. Arista mit 10-12, meistens 10 Strahlen. Zweites und drittes Fühlerglied braun. Stirn etwa  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, hinten breiter, braun. Zweite Orbitale etwa  $\frac{1}{2}$  der ersten oder  $\frac{1}{3}$  der dritten. Zweite Oralborste  $\frac{3}{4}$ — $\frac{4}{5}$  der ersten. Carina breit, flach, braun. Gesicht gelbbraun. Wangen gelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{3}{10}$  des grössten Augendurchmessers. Augen dunkelrot, mit dichter Pilosität.

**Mesonotum wenig glänzend, rötlichbraun, Scutellum dunkler braun.** 8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergent. Einige verlängerte Haare vor den Dorsozentralen. Sterno-Index ca. 0,6. Pleuren oben braun, unten gelbbraun. Beine gelb. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare. Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche farblos, Adern braun. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis fast  $\frac{1}{2}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 3,9; 4th-vein-Index ca. 1,4; 4c-Index ca. 0,6; 5x-Index ca. 1,1.

Abdomen des Männchens glänzend schwarzbraun, die ersten vier Tergite mit gelben Vorderrandlinien, die in der Rückenmitte am breitesten sind und die dunkeln Hinterrandbinden dort mehr oder weniger vollständig unterbrechen. Abdominaltergite des Weibchens gelb, jedes Tergit mit einer breiten, dunkelbraunen Hinterrandbinde, die auf den ersten 4 Tergiten in der Medianen schmal gelb unterbrochen sind.

Körperlänge: ♀ 3,5—4,0 mm, ♂ 3,0—3,5 mm.

Flügelänge: ♀ 3,3—3,7 mm, ♂ 3,1—3,4 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden mit zwei grossen, weisslichen, inneren Windungen und 9 äusseren, hellgelben. Spermapumpe mit 2 Divertikeln. Chitinisierter Teil der Spermatheken lang, feigenförmig.

Ventrales Receptaculum eine lange Spirale von ca. 50 Windungen. Vordere Arme der Malpighischen Gefässe frei, hintere Arme terminal verschmolzen, Lumen durchgehend.

*Verbreitung und Ökologie:* die Art ist kosmopolitisch in ihrer Verbreitung, Funde werden verzeichnet aus Europa, Afrika, Australien, Japan, Westindien, Canada, U.S.A. und Mexico. Sie kommt in der ganzen Schweiz vor, als eine der häufigsten Arten und als typischer Kulturgänger. *D. funebris* ist besonders häufig in Viehställen und deren Umgebung (S. 140), in Gärten, wo sie sich in Komposthaufen entwickelt (in Kartoffeln, Sihlwald), etwas weniger in Küchen, Wohnräumen, Kellern, Wein- und Obstlagern. 1946 stammten 80% der gefangenen Individuen aus Häusern oder deren Umgebung (S. 146). *D. funebris* erscheint als eine der ersten Arten im Frühjahr, bleibt als eine der spätesten im Herbst und überwintert in Häusern. Die Art wurde in allen Sommermonaten gefangen, am häufigsten im Juli. Sie entwickelte sich zusammen mit *D. melanogaster* und *D. testacea* aus im Wald gesammelten Pilzen. Höchste Fangorte: St. Martin (Valsertal; 1000 m), St. Niklaus (Wallis; 1130 m), Münster (Oberwallis; 1160 m), Hospental (1530 m).

#### 8. *repleta*-Gruppe.

Graues Mesonotum. Jedes Haar und jede Borste steht auf einem schwarzen oder dunkelbraunen Fleck. Arista mit 6—9 Strahlen. Pupa-riumhorn gewöhnlich grösser als  $\frac{1}{4}$  der Puppenlänge. Costal-Index ca. 2,5—3,5.

Die Gruppe umschliesst eine grosse Anzahl von Arten, vor allem aus dem neotropischen und nearktischen Gebiet. In der Schweiz wurden nur die beiden Kosmopoliten *D. hydei* und *D. repleta* nachgewiesen. *D. buzzatii* Patterson und Wheeler wurde von BUZZATI (1943) in Italien gefunden; die Art soll auch in diese Bestimmungssammlung aufgenommen werden, da sie möglicherweise im Tessin vorkommt.

Die drei Arten unterscheiden sich in einer grossen Zahl von Merkmalen:

<i>D. repleta</i>	<i>D. hydei</i>	<i>D. buzzatii</i>
Wangen schmal ( $\frac{1}{4}$ )	breit ( $\frac{1}{3}$ )	$\frac{1}{3}$
Erster Costalabschnitt apikal schwarz	hell	schwarz
Flügeladern braun	gelblich	braun

<i>D. repleta</i>	<i>D. hydei</i>	<i>D. buzzatii</i>
Flügelfläche gelblich	farblos	gelblich
Costal-Index 3,0	3,4	2,6
Keine zurückgebogenen langen Haare an den Vordertarsen der ♂♂	vorhanden	keine
Vordercoxen dunkel	hell	hell
Abdominaltergite mit deutlichen gelben Seitenflecken	meist ohne	graue
Grosse Tiere, gelbbraune Grund- färbung	gross, gelbbraun	kleiner, grau.

***Drosophila repleta* Wollaston. 1858. STURTEVANT 1935.**

♂, ♀. Arista mit ca. 8 Strahlen. Zweites Fühlerglied braun, drittes dunkler. Stirn braun, eine schmale Medianlinie und Orbiten matt. Borsten auf den Orbiten stehen auf braunen Flecken. Zweite Orbitale  $\frac{1}{2}$  der andern beiden. Zweite Oralborste ca.  $\frac{1}{2}$  der ersten. Carina nicht merklich verbreitert, mit deutlicher Mittelrinne. Gesicht hellbraun. Wangen gelbbraun, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{4}$  des grössten Augendurchmessers. Augen sepia, mit dichter, schwarzer Pilosität.

Thorax graubraun, matt, die Borsten stehen auf halbmatten, braunen Flecken, die dorsal unter Bildung unregelmässiger, grösserer Flecken zusammenlaufen. 8 Reihen Akrostichalhaare. Leicht verlängerte Haare in präscutellarer Position. Vordere Scutellare konvergent. Bis zwei verlängerte Haare vor den Dorsozentralen. Sterno-Index ca. 0,9. Beine gelblichbraun. Vordercoxen dunkler braun. Schwarze Ringe nahe der Basis jeder Tibia, schwächere, undeutliche nahe den Enden der Femora. Diese Ringe sehr hell auf den Vorderbeinen. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche farblos. Erster Costalabschnitt apikal dunkel, mit 2 Borsten. Kräftige Costalborsten bis  $\frac{2}{5}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 3,0; 4th-vein-Index ca. 1,7; 4c-Index ca. 0,86; 5x-Index ca. 1,4.

Abdominaltergite gelb, jedes Tergit mit einer median ziemlich breit unterbrochenen, dunkelbraunen Hinterrandbinde. Lateral biegen die Bindenhälften um und verlaufen zu den Tergitvorderecken, wodurch zwischen ihnen und den braungesäumten Tergit-Seitenrändern gelbe Flecken ausgespart bleiben.

Körperlänge: ♂ 2,9 mm, ♀ 3,4 mm.

Flügelänge: ♂ 2,6 mm, ♀ 2,8 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden lang, weiss, lose gewunden. Die Anzahl der Windungen ist schwer zu bestimmen. Spermatheken oval, stark chitinisiert. Ventrals Receptaculum eine lange, derbe Spirale von ca. 90 Windungen.



**Verbreitung und Ökologie:** Kosmopolit, nachgewiesen in der orientalischen, mediterranen, äthiopischen, neotropischen, nearktischen und paläarktischen Region. In der Schweiz wurde die Art in Wädenswil (2 Individuen), Altdorf (4 Individuen), St. Aubin, Salaz, Montreux, Baltschieder, Fully und Charrat gefunden. Sie ist bei uns ausschliesslich Kulturgänger und wurde in keinem einzigen Fall in einem Wildbiotop gefunden. Der Fund von Wädenswil stammt aus dem Abort eines Bauernhauses, das in den grossen Anlagen einer Versuchsanstalt für Obst-, Garten- und Weinbau gelegen ist, in denen die Art ein Übermass an Obstmahrung gefunden hätte, falls sie dazu geeignet wäre, sich in unseren Breiten im Freien zu entwickeln und aufzuhalten. Von den insgesamt 1163 in Wädenswil (1947) gefangenen *Drosophila*-Individuen waren nur zwei Tiere *D. repleta*! Es steht ausser Frage, dass *D. repleta* auch in den wärmeren Gebieten unseres Landes, wo die Art häufiger vorkommt, ausschliesslich Kulturgänger ist. In den Kantonen Waadt und Wallis fing ich *D. repleta* mit Hilfe eines Exhaustors in Schweineställen, Küchen, Wohnzimmern und Kellern (S. 148). Nach DUDA (1935): „diese in der orientalischen Region häufige Art ist in neuerer Zeit auch in Deutschland nicht mehr selten. Ich fand sie wiederholt an Fenstern bei Gleiwitz (Schlesien)“. Falls von den Fängen im kleinen Gebiet der Schweiz auf das ganze Gebiet von Mittel- und Nordeuropa geschlossen werden kann, so ist anzunehmen, dass DUDA *D. repleta* mit der bei uns viel häufigeren *D. hydei* verwechselte, um so mehr, als er *D. hydei* in seiner Publikation nicht anführt. Seine Artdiagnose passt teils auf *D. hydei*, teils auf *D. repleta*.

***Drosophila hydei* Sturtevant. 1921. PATTERSON 1943.**

♂, ♀. Arista mit ca. 7 Strahlen. Zweites Fühlerglied hellbraun, drittes dunkelbraun. Stirne braun, Orbiten matt; Borsten stehen auf schwarzen Flecken. Zweite Orbitale ca.  $\frac{1}{3}$  der andern beiden. Erste Oralborste fast doppelt so lang wie die zweite. Carina unten breit, gefurcht. Gesicht hellbraun. Wangen graugelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{3}$  des grössten Augendurchmessers. Augen weinrot mit schwarzen Haaren.

Mesonotum und Pleuren graubraun, Borsten und Haare stehen auf dunkelbraunen Flecken. 6 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergent. Sterno-Index ca. 0,8. Beine blass gelbbraun, jede Tibia mit dunklerem Basalband, die Femora mit einem schwächeren, subtermi-



nen Band. Diese Bänder auf den Vorderbeinen schwach, auf den Hinterbeinen am dunkelsten. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche farblos. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{2}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 3,4; 4th-vein-Index ca. 1,6; 4c-Index ca. 0,75; 5x-Index ca. 1,2.

Abdominaltergite gelb, jedes Tergit mit einer median breit unterbrochenen, dunkelbraunen oder schwarzen Hinterrandbinde. Die einzelnen Bindenhälften sind lateral bis zu den Tergit-Vorderecken verbreitert und bilden laterale, einheitlich dunkle Zonen.

Körperlänge: ♂ 3 mm, ♀ 3,4 mm.

Flügelänge: ♂ 2,5 mm, ♀ 3,0 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden aprikosenfarbig orange, mit ca. 25 internen und 18 äusseren Windungen. Spermatheken kugelig, auf langen



Abb. 36.

Spermatheke von *D. hydei*. Vergr. 155 ×.

Stielen, der chitinierte Teil verschwindend klein (Abb. 36). Ventrals Receptaculum eine extrem lange Spirale von ca. 245 Windungen.

In folgenden Merkmalen stimmen Individuen schweizerischer *D. hydei*-Populationen mit der aus PATTERSON (1943) entnommenen Beschreibung nicht überein: Die Vorderbeine der Männchen besitzen lange, zurückgebogene Haare auf den Tarsengliedern. Helle Seitenrandzonen auf den Abdominaltergiten können mehr oder weniger ausgeprägt vorkommen, sind aber meist auf die vorderen Tergite beschränkt und eher bei jungen Individuen deutlich. Leicht aber deutlich verlängerte Akrostichalhaare in präscutellarer Stellung. Hoden gelb. Kreuzt man sie mit *D. hydei* amerikanischer Herkunft, so entstehen fertile Nachkommen.

*Verbreitung und Ökologie:* Die Art ist Kosmopolit, sie wurde in Europa, in den U.S.A., in Südamerika, Südafrika, Sizilien, Australien und Formosa gefunden. In den südlichen U.S.A. ist sie

nach PATTERSON die zweithäufigste Art und bis zu 65% domestiziert. Nach SPENCER (1941) entwickelt sie sich in Ohio nicht wild. Sie ist wahrscheinlich neotropischen Ursprungs und in die U.S.A. und die östliche Hemisphäre eingeschleppt. Schweiz: häufig im ganzen Gebiet ausser in den Alpen und im Jura, als Kulturgänger wie in Wildbiotopen. *D. hydei* hält sich nicht vorwiegend in Häusern auf, dagegen bildet sie dichteste Populationen auf Fallobst (S. 148). Abseits von Häusern fing ich die Art an Waldrändern (in der Nähe von Obstwiesen) und etwas seltener auch im Waldinnern, vor allem an Ufern.

***Drosophila buzzatii* Patterson und Wheeler. 1942.**

Synonym: *D. tigrina* Buzzati. 1943.

♂. Arista mit ca. 7 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes wenig dunkler. Stirn dunkelbraun, eine schmale Medianzone und Orbiten matt. Borsten stehen auf schwärzlichen Flecken. Zweite Orbitale ca.  $\frac{1}{3}$  der andern beiden. Zweite Oralborste etwa  $\frac{1}{3}$  der ersten. Carina unten breit, gefurcht. Palpen blass gelb, mit einigen Borsten. Gesicht gelblich braun. Wangen graugelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{3}$  des grössten Augendurchmessers. Augen zinnoberrot, mit kurzen, schwarzen Haaren.

Mesonotum graubraun. Borsten stehen auf dunkler braunen Flecken. Eine graue, schmale Medianlinie sichtbar.<sup>1</sup> 8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergent. Sterno-Index ca. 0,8. Beine blassgelb. Tibien basal mit schmalem, schwarzem Band, auf den Vorderbeinen sehr hell. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche farblos, Adern braun. Erster Costalabschnitt apikal schwarz und mit zwei Borsten. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{3}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 2,7; 4th-vein-Index ca. 1,6; 4c-Index ca. 0,9; 5x-Index ca. 1,1.

Abdominaltergite graugelb, mit median schmal unterbrochenen, breiten, dunkelbraunen Hinterrandbinden, welche seitlich den Tergitvorderrand erreichen und kleine, unregelmässig begrenzte, gelbe Basalflecken einschliessen. Oft fehlen diese Flecken auf den hinteren Tergiten.

Körperlänge: 2,4 mm.

Flügelänge: 2,0 mm.

♀ Die gelben Seitenrandflecken der Abdominaltergite deutlicher als bei Männchen.

<sup>1</sup> Buzzati: Mesonotum nicht stark gewölbt, hellgrau-opak mit graubraunen Flecken um die Insertionsstellen der Borsten und der Haare. Diese Flecken verschmelzen unregelmässig zu Zonen anderer Farbe, und bilden beim Scutellum einen x-förmigen, graubraunen Fleck auf hellgrauem Grund.

Körperlänge: 2,6 mm.

Flügelänge: 2,1 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden zimtfarbig orange, mit 3 unregelmässigen inneren und 3 äusseren Windungen. Spermapumpe mit zwei kleinen Divertikeln. Spermatheken nicht chitiniert. Ventrals Receptaculum eine unregelmässige Spirale von ca. 14 Windungen.

*Vorkommen*: Die Beschreibung erfolgte nach einem Stamm aus Argentinien. BUZZATI fand die Art in Trapani, Sizilien. In der Schweiz wurde sie nicht nachgewiesen.

14. *immigrans*-Gruppe (Subgenus *Spinulophila* Duda  
= *Acanthophila* Duda).

Dunkel gelb. Eine Reihe kurzer, dicker Dornen auf den Vorderfemora. Costal-Index über 3,0. Vordere Spirakel mit Stamm ca.  $\frac{1}{2}$  Pupariumlänge.

STURTEVANT zählt zur Gruppe mit mehr oder weniger Sicherheit 13 Arten, darunter die in der Schweiz vorkommende *D. immigrans*.

***Drosophila immigrans* Sturtevant. 1921. PATTERSON 1943.**

♂. Arista mit 9—12, meist 11 Strahlen. Fühler gelb, drittes Glied bräunlich. Stirn gelb, Ozellendreieck zwischen den Ozellen dunkelbraun. Zweite Orbitale  $\frac{1}{4}$  der andern beiden. Zweite Oralborste fast gleich lang wie die erste. Carina breit, flach, Gesicht gelb. Wangen gelb, ihre grösste Breite ca.  $\frac{1}{3}$  des grössten Augendurchmessers. Augen rot, mit ziemlich dichter Pilosität.

Mesonotum und Scutellum dunkel bräunlichgelb, matt. 8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergent. Drei Sternopleuralborsten; Sterno-Index (Längenverhältnis der ersten zur dritten) 0,65—0,73. Pleuren und Beine blass gelb. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. **Eine Reihe sehr kurzer, stumpfer, schwarzer Borsten auf dem innern, apikalen Teil der Vorderfemora.** (Abb. 37.) Erstes Tarsenglied der Vorderbeine beim Männchen halb so lang wie das der mittleren Beine und dicker. Zweites Tarsenglied der Vorderbeine ebenfalls verkürzt und verdickt und zusammen mit dem ersten Tarsenglied büstenartig gelbbraun behaart. Distale Querader der Flügel sowie die distalen Enden der zweiten und dritten Längsader bewölkt. Nur eine längere Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{4}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 4,4; 4th-vein-Index ca. 1,2; 4c-Index ca. 0,5; 5x-Index ca. 1,0.



Abdominaltergite dunkel gelb, zweites bis fünftes mit je einer median unterbrochenen, schwarzen Hinterrandbinde. Sechstes Tergit schwarz.

Körperlänge: ♀ 3,5—4,3 mm, ♂ 2,6—3,7 mm.

Flügelänge: ♀ 2,9—3,8 mm, ♂ 2,4—3,3 mm.

♀. Die ersten beiden Tarsenglieder der Vorderbeine weder verdickt noch auffällig kurz. Vaginalplatte gelbbraun, sehr spitz, vorstehend.



ABB. 37.

Vorderbein von *D. immigrans* (♂)  
mit Dornenreihe (D) auf Femur.  
Vergr. 57 ×.

Innere Körpermerkmale: Hoden mit 2 gelben innern und 3 hellgelben äussern Windungen. Spermapumpe mit 2 langen Divertikeln. Spermatheken kugelig, hellbraun, chitinisiert. Ventrales Receptaculum eine lose Spirale von ca. 25 Windungen. Die beiden hintern Arme der Malpighischen Gefässe terminal miteinander verschmolzen, die Enden der vorderen Arme frei.

Eier mit 4 langen, fadenförmigen Filamenten.

Larven mit schwarzen Hinterstigmen. Puppen rötlichbraun, Hinterstigmen schwarz. Vordere Spirakel mit ca. 17 Armen. Horn-Index 2,1—2,4.

*Verbreitung:* die Art ist Kosmopolit, sie wurde gefunden in Australien, Europa, Costa-Rica, China, Japan, Indien, Hawaii, Süd- und Nordamerika. Schweiz: nördlich der Alpen sehr selten und wahrscheinlich nur sporadisch auftauchend. Im ersten Fang-

sommer (1946) wurden in der Schweiz an sieben Fangplätzen 20 Individuen, im zweiten Sommer nur noch an zwei Plätzen fünf Individuen gefangen.

Die Fangorte:

1946: Wädenswil	September	Individuen: 1
Castione	September	6
Balerna	September	3
Brusio	September	2
Schuls	September	1



1946: Linthal	September	4
Solduno	September	3
1947: Therwil	Juni	1
Ponte Brolla	Juli	4

In Wädenswil, Schuls und Linthal wurde an den gleichen Plätzen 1947 viel intensiver gesammelt als 1946, trotzdem wurde die Art nicht mehr gefunden.

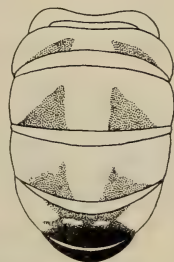
Nach SPENCER (1940) überwintert die Art nur in milden Wintern im Freien (Ohio, nördlicher Teil), die strengen Winter überlebt sie in Häusern. Im Sommer bildet sie kleine, isolierte Populationen in Biotopen, in denen *D. hydei* dominiert. PATTERSON (1935) stellte nach einem regnerischen Frühling plötzliches Auftauchen der Art in grossen Mengen fest, nachdem er in fast zweijähriger periodischer und intensiver Sammeltätigkeit am gleichen Platz nur wenige Individuen von *D. immigrans* registriert hatte.

#### *Nicht klassifizierte Arten.*

**Drosophila histrio** Meigen. 1830. DUDA 1835.

♀, ♂. Arista mit ca. 9—11 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelb, drittes dunkler. Stirn vorn  $\frac{2}{5}$  so breit wie der Kopf, gelb. Ozellendreieck im Bereich zwischen den 3 Ozellen braun, Orbiten gelb. Zweite Orbitale  $\frac{1}{4}$  der ersten, fein. Zweite Oralborste ca.  $\frac{1}{2}$  der ersten. Gesicht und Taster gelb. Carina nasenförmig vorstehend, bis zur Oberlippe reichend. Wangen gelb, ihre grösste Breite  $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{5}$  des grössten Augendurchmessers. Augen rot, fein und zerstreut gelb behaart.

**Mesonotum, Scutellum und Pleuren gelbbraun, glänzend.** Mesonotum zuweilen mit diffuser, brauner Längsstreifung. **8 Reihen Akrostichalhaare.** Vordere Scutellare parallel, bisweilen leicht divergent oder konvergent. Sterno-Index 0,6—0,8. **Beine gelb, relativ dünn.** Apikalborsten an den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale an den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche hellgelb, Adern gelbbraun. Die Queradern dunkler als die Längsadern, kaum merklich beschattet. Eine Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis  $\frac{2}{5}$  oder  $\frac{1}{2}$  des dritten Costalabschnitts. Costal-Index 3,7—4,4; 4th-vein-Index 1,5—1,9; 4c-Index ca. 0,6; 5x-Index 1,0—1,2.



♂

ABB. 38.

Färbungsmuster der Abdominaltergite von *D. histrio*. ♂. Vergr. ca. 15 ×.

Abdominaltergite gelb, matt glänzend. **Zweites bis viertes Tergit mit je zwei median breit getrennten Dreiecksflecken. Die einzelnen Flecken reichen weit nach vorn, sind lateralwärts verlängert** und selten durch einen schmalen, schwarzen Tergithinterrand verbunden. Flecken des fünften Tergits variabel in ihrer Ausdehnung. Sechstes Tergit mit schwarzem Mittelfleck oder ganz schwarz (Abb. 38). Borstengarnitur des Forceps siehe Abb. 39: auf dem verlängerten und

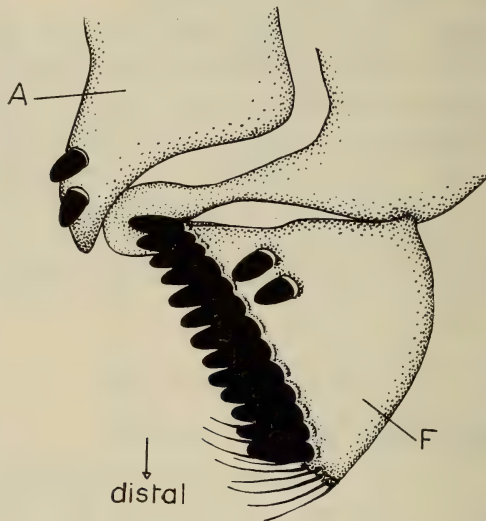


ABB. 39.

Forceps (F) von *D. histrio* (♂).

A = Analplatte, apikal mit 2—3 Dornen. Vergr. 490 ×.

schmal ausgezogenen unteren Ende der Analplatten sitzen ein bis zwei schwarze Dornen von der Grösse der stumpf zahnförmigen Borsten, die die Kämme auf den Forcipes bilden. Vaginalplatten wenig vorstehend, relativ klein und apikal breit gerundet.

Körperlänge: ♀ 4,0—4,8 mm, ♂ 3,8—4,4 mm.

Flügelänge: ♀ 3,7—4,4 mm, ♂ 3,4—4,0 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden mit fünf weisslich-gelben, äusseren Windungen, die mit den 2½ inneren, helleren Windungen alternieren. Samenpumpe mit zwei kurzen Divertikeln von der Länge der Pumpe. Spermatheken weich chitinisiert, gross, kugelig, gelblich bis fast farblos. Ventrals Receptaculum mit 5 grossen, weiten und 14 terminalen, kleinen Windungen. Vordere Arme der Malpighischen Gefässe frei, hintere Arme mit terminal verschmolzenen Enden.

Eier mit vier dünnen, fadenförmigen Filamenten, die etwa so lang oder wenig länger sind als die Eier selbst.

Puppen braun, mit elfenbeinfarbigem Hinterstigma und hellbraunen Spirakelstämmen. Die ca. 10 Spirakeläste basal schwärzlich. Horn-Index ca. 4,0.

Ein morphologischer Vergleich der beiden Arten *D. tripunctata* und *D. histrio* zeigt mehr taxonomisch bedeutsame Übereinstimmungen als Abweichungen:

<i>D. tripunctata</i> :	<i>D. histrio</i> :
Eier mit 4 Filamenten	4
Puppen: Horn-Index 4,0	4,0
Spirakeläste 13	10
Ventrales Receptaculum mit	
ca. 17 Windungen	ca. 19
Kurze Divertikel auf Samenpumpe	vorhanden
Hoden mit $3\frac{1}{2}$ innern und $4\frac{1}{2}$ äusseren	
Windungen	$2\frac{1}{2}$ innere und 5 äussere
Sterno-Index 0,7	0,6—0,8
Arista mit 12 Strahlen	9—11
Costal-Index 4,3	3,7—4,4
Zweite Orbitale $\frac{1}{5}$ der andern	$\frac{1}{4}$
Zweite Orale fast so lang wie die erste	halb so lang
6 Reihen Akrostichalhaare	8
Vordere Scutellare divergent	parallel
Hintere Abdominaltergite mit medianen,	
schwarzen Punkten	ohne.

Vergleicht man anderseits die Penisapparaturen, die männlichen Genitalbogen sowie die Vaginalplatten der Weibchen, so finden sich keine Merkmale, die beweisend für eine besondere Gruppenverwandtschaftsnähe der beiden Arten sprechen würden<sup>1</sup>.

**Verbreitung:** DUDA verzeichnete Fänge aus Schlesien, Saar, Oesterreich und Ungarn. KIKKAWA und PENG registrierten die Art in Japan (1938). Schweiz: im ganzen Gebiet ausgesprochen wildbiotopisch vorkommend (S. 136). Die Art ist ziemlich selten und wurde von mir in grösseren Mengen nur in Laufen, Buix, und in Sonceboz (S. 140) gefangen. *D. histrio* entwickelt sich wahrscheinlich in Pilzen, ähnlich wie *D. testacea*.

***Drosophila fenestrarum* Fallén. 1823. DUDA 1935.**

♂. Arista mit 8 Strahlen. Fühler gelb. Stirn hellgelb, Orbiten noch heller. Zweite Orbitale sehr kurz und fein. Zweite Oralborste  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$

<sup>1</sup> Persönliche Mitteilung von Herrn H. Nater.

der ersten. Gesicht matt, weiss oder hellgelb. **Carina schwach entwickelt, oberhalb der Gesichtsmitte vorgewölbt, darunter abgeflacht und im Profil vor dem Gesicht nicht hervorragend.** Palpen des Männchens gelb, des Weibchens apikal dunkler. Wangen weisslichgelb. Augen dicht und kurz behaart.

Mesonotum gelb oder gelbbraun, glänzend. Scutellum gelb, weniger glänzend. Pleuren gelb, manchmal diffus dunkler gestreift. **Hinten 4, vorn 6 Reihen Akrostichalhaare.** Beine gelb. Die ersten beiden Tarsenglieder der Vorderbeine mit Gruppen auffällig langer und dichter weisser Haare. Flügel farblos.

**Abdominaltergite tief schwarz. Laterale Enden des Genitalbogens mit auffallend starkem, innen dicht behaartem Fortsatz.**

Körperlänge: 2 mm.

♀. Abdominaltergite gelb oder dunkelbraun, mit vorn mehr oder weniger diffus begrenzten, an den vorderen Tergiten schmalen, nach hinten zu immer breiter werdenden, schwarzen, median nicht unterbrochenen Hinterrandbinden, bisweilen auch mit einem schwarzen, medianen Längsstreif; 6. Tergit meist ganz schwarz und stärker glänzend. Bisweilen ist das Abdomen ganz gelb<sup>1</sup>. Afterpapille gelb, Vaginalplatten meist glänzend schwarz, selten braun, apikal sehr breit gerundet und kräftig gezähnt.

**Verbreitung:** DUDA: „In Deutschland auf feuchten Waldwiesen überall sehr häufig, an Fenstern sehr selten; nach ZETTERSTEDT auf Grasplätzen, Blättern von Gesträuch und Kräutern, besonders aber an den Fenstern der Schlafzimmer in ganz Schweden von April bis Oktober gemein. Die Larve wurde (nach ZETTERSTEDT) einige Male in Molken beobachtet, die sich in einem Glasgefäss befanden“. Schweiz: 1 ♂, gefangen bei Therwil bei Basel, Juni 1947. Leider ging das in Alkohol konservierte Tier später verloren, so dass ich die Ausführung DUDAS nicht durch Berechnung von Flügelindices etc. ergänzen kann.

**Drosophila pallida Zetterstedt 1847. DUDA 1935.**

♀, ♂. **Arista mit kleiner Endgabel und oberseits vier Strahlen, unterseits nur einem langen Strahl in distaler Position.** Fühler gelb. Stirn vorn  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, matt, vorn gelb, hinten braun. Ozellendreieck dunkler und wie die Orbitalleisten seidenglänzend. Zweite Orbitalborste

<sup>1</sup> Es ist schwer zu beurteilen, ob es sich bei den Individuen mit ganz gelbem Abdomen um unausgefärbte, junge Tiere handelt, oder ob der Erscheinung der zwei Ausfärbungsmuster ein Polymorphismus zugrunde liegt, ähnlich wie er für *D. cardini* (Sturtevant 1921) oder *D. polymorpha* (BRITO DA CUNHA, 1946) bekannt ist.



fein und kurz, ca.  $\frac{1}{5}$  der dritten und in der Mitte zwischen der ersten und dritten inserierend. Erste Oralborste stark, die folgenden kurz und fein. Carina schmal, bis zur Oberlippe nasenförmig vorstehend. Gesicht, Taster und Rüssel gelb. Wangen gelb, ihre grösste Breite  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  des grössten Augendurchmessers. Augen rot, mit feinen, relativ langen Haaren.

**Thorax gelbbraun, matt. Mesonotum mit unscharf begrenztem, dunkelbraunem Medianstreif, der im Bereich der Dorsozentralborsten am breitesten ist.** Sechs Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellarborsten parallel bis konvergent. Zwei Humeralborsten, die obere wenig länger. Sterno-Index ca. 0,7. Beine gelb. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche und Adern gelblich. Zwei längere Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{1}{3}$  des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index ca. 3,0; 4th-vein-Index ca. 1,5; 4c-Index ca. 0,75; 5x-Index ca. 1,6.

**Abdominaltergite matt, gelb, mit breiten, braunen Hinterrandbinden, die in der Medianen vorn schmal ausgebuchtet oder unterbrochen sind.**

Körper- und Flügelänge ca. 2,6 mm (nur 1♂ gemessen).

Innere Körpermerkmale: Hoden gelb, mit  $1\frac{1}{2}$  innern und  $2\frac{1}{2}$  äusseren Windungen. Spermapumpe ohne Divertikel. Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal miteinander verschmolzen.

*Verwandtschaft:* die Art gehört zum Subgenus *Drosophila*; sie nimmt nach DUDA eine Mittelstellung zwischen *Scaptomyza* und *Drosophila* ein.

*Vorkommen:* nach DUDA „weit verbreitet (in Europa), doch sehr zerstreut und im Ganzen selten“. Schweiz: ein Männchen gefunden bei Vorauen, Kanton Glarus, ca. 850 m. ü. M.

***Drosophila nigrosparsa* Strobl. 1898. DUDA 1935.**

Syn.: *Spinodrosophila* Duda, subgen. und *Acanthopterna* Duda, subgen. 1924.

♀, ♂. **Arista mit Endgabel und oben 2—3, unten einem proximalen, langen Strahl.** Zweites Fühlerglied braungelb, drittes dunkler, graubraun. Stirn vorn etwa halb so breit wie der ganze Kopf, nach hinten verbreitert, vorn braun, hinten schwarzgrau. Ozellendreieck heller grau schimmernd; Orbitalleisten gleichfarbig, vorn von den Augenrändern nach innen abweichend. Zweite Orbitale fast  $\frac{1}{2}$  der ersten und ca.  $\frac{1}{3}$  der dritten, hinter und auswärts der ersten stehend. Postvertikale gekreuzt. Erste Oralborste stark, zweite schwächer, ca.  $\frac{2}{5}$  der ersten lang. Carina nasenförmig, tiefreichend, graubraun. Palpen breit

kolbenförmig, gelb, mit 2—3 apikalen und präapikalen Borsten. Rüssel graubraun, Clypeus schwarz. **Wangen gelb, ihre grösste Breite  $\frac{5}{12}$  des grössten Augendurchmessers.** Occiput flach bis leicht konvex. Augen bräunlich rot, kurz gelb pilos.

**Mesonotum und Scutellum matt, braungrau, mit dunkelbraunen Flecken an den Insertionsstellen der Borsten. Von den vorderen Dorsozentralen laufen schmale, dunkelbraune Längsstreifen nach vorn zum**

**Mesonotum-Vorderrand.** Vor dem Scutellum ist ein gleichfarbiger Medianstreif sichtbar, der weiter vorn undeutlich wird. Beidseits der hinteren Dorsozentralen erstrecken sich dunkle Längsflecken, die vorn in die dunkeln Zonen übergehen, die die Quereindrücke auf dem Mesonotum säumen. 6 Reihen Akrostichalhaare. Nur eine starke Humeralborste. Scutellum mit undeutlichem, dunklem Basisfleck und kleinen Borstenbasis-Flecken. Vordere Scutellare konvergent. Sterno-Index ca. 0,55. Beine braun, Femora und Tibien teilweise dunkelbraun. Pleuren grauschwarz. Apikalborsten auf den Tibien der ersten beiden Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Bei den Männchen an der Basis des ersten Tarsalglieds der Hinterbeine eine grosse, flache, dornförmige Erweiterung (Abb. 40). Flügel schwach graugelb, Adern bräunlich. Queraern dunkler und beschattet. Zwei starke Borsten am Ende des ersten Costalabschnitts. Kräftige Costalborsten bis ca.  $\frac{3}{5}$  des dritten

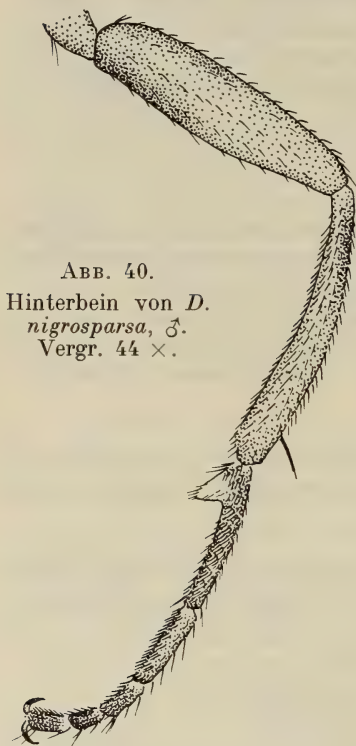


ABB. 40.  
Hinterbein von *D.*  
*nigrosparsa*, ♂.  
Vergr. 44 ×.

Costalabschnitts. Costal-Index 3,3—3,7; 4th-vein-Index 1,5—1,7; 4c-Index 0,7—0,8; 5x-Index 1,0—1,2.

**Abdominaltergite hellgrau, seidig matt schimmernd, mit breiten, dunkelbraunen Hinterrandbinden, die median nach vorn erweitert sind und seitlich die Tergitränder nicht erreichen. Die Hinterrandbinde des zweiten Tergits ist median breit ausgebuchtet oder unterbrochen. Vaginalplatte braun, vorstehend, Sternite graubraun und gross, Intersegmentalhaut grau.**

Körperlänge: ♀ ca. 3,8 mm, ♂ ca. 3,5 mm.  
Flügelänge: ♀ ca. 3,8 mm, ♂ ca. 3,5 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden zinnoberrot, mit drei äusseren und einer inneren Windung. Die proximale Hälfte des Vas deferens ist dünn und farblos, die distale Hälfte ist dicker und rot und bildet die erwähnte innere Hodenwindung. Spermatheken kugelig, chitiniert, dunkelbraun. Ventrals Receptaculum ein Knäuel von ca. 16 Windungen, von denen die proximalen weiter als die distalen sind. Die zwei vorderen Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, die Enden der hinteren Arme sind verschmolzen und bilden ein durchgehendes Lumen.

Eier mit vier fadenförmigen Filamenten. Larven mit braunen Hinterstigmaen.

*Verbreitung:* DUDA fand die Art in einem Fichtenwald des Glatzer Berglandes (Schlesien), STROBL fing ein Individuum auf einer Alpwiese. In der Schweiz wurden nur wenige Individuen (alles Weibchen) im Gebiet der Voralpen und Alpen gefunden: in Schuls (Engadin), Vorauen und Braunwald (Kt. Glarus) und Bettmeralp (Wallis, 2000 m. ü. M.). Es gelang mir, eine F<sub>1</sub> auf Mais-Agar-Futter zu züchten, die dann später ohne Eiablage einging.

*Systematische Stellung:* DUDA (1924) errichtete für die Art das Subgenus *Acanthopterna* (zuerst *Spinodrosophila*), dies wegen der ungewöhnlichen Behaarung der Arista und wegen des Dorns auf den Tarsen der männlichen Hinterbeine (Abb. 40). *D. nigrosparsa* erfüllt alle Forderungen, die STURTEVANT für die Eingliederung einer Art ins Subgenus *Drosophila* aufstellt: *D. nigrosparsa* hat vier Eifilamente, ein langes, spiralisiertes ventrales Receptaculum, spiralisierte Hoden, terminal verschmolzene hintere Arme der Malpighischen Gefässe, eine median unterbrochene Hinterrandbinde (auf 2. Tergit), einen Sterno-Index über 0,5 und breite Wangen. Innerhalb des Subgenus kann *D. nigrosparsa* jedoch in keine der bestehenden Artgruppen eingeordnet werden. Die Merkmale, die der Art eine Sonderstellung geben, sind: 5—6 Aristastrahlen, flacher bis konvexer Hinterkopf wie bei *Scaptomyza*, Wangen fast halb so breit wie der längste Augendurchmesser, Borsten auf dem Mesonotum auf dunkeln Flecken stehend wie bei Arten der *repleta*-Gruppe, Tarsusdorn (Abb. 40), Sternite dunkel und gross wie bei *D. littoralis* (*virilis*-Gruppe).



## III. TEIL

BEOBACHTUNGEN ÜBER DIE ÖKOLOGIE DER  
SCHWEIZERISCHEN *DROSOPHILA*-ARTEN

## 1. EINLEITUNG.

a) Wert ökologischer Beobachtungen bei *Drosophila*.

Jede Population einer *Drosophila*-Art zeigt ihren besonderen Grad genetischer Variabilität, dessen Reichtum und Zusammensetzung teils von inneren Faktoren, wie Mutationsrate, teils von äusseren, wie selektive Wirkung des Milieus, bestimmt sind. WRIGHT (1932) veranschaulicht mit seinem Artschema die enge Beziehung, die zwischen Milieu und genetischer Kombination der Individuen einer Population existiert. Eine Art ist demnach nicht lediglich eine Form, die durch Beschreibung der äusseren Körpermerkmale erschöpfend charakterisiert ist, sondern vielmehr eine biologische Einheit, zusammengesetzt aus der Summe ihrer Populationen, welche alle in Wechselbeziehung mit der Umwelt einen genetischen und phänotypischen Polymorphismus entfalten.

Die Kausalität dieser Wechselbeziehung ist Gegenstand evolutionstheoretischer Hypothesen. Die Basis, von der aus solche entwickelt werden können, sind einerseits die Ergebnisse populationsgenetischer und biometrischer (S. 55) Untersuchungen, die den in den Populationen entwickelten Polymorphismus zum Gegenstand haben und anderseits ökologische und chorologische Feststellungen. Eine Zusammenschau reicher Ergebnisse aus so verschiedenen biologischen Disziplinen ist erstmals für Arten der Gattung *Drosophila* möglich, woraus sich die Bedeutung des Genus für Probleme der Artbildung und der Deszendenztheorie ergibt.

Verschiedene Wechselbeziehungen wurden durch populationsgenetische Arbeiten aufgedeckt. So fanden TIMOFEEFF-RESSOVSKY (1935) geographische Temperatur-Rassen bei *D. funebris*, und DUBININ und TINIakov (1947) bei der gleichen Art ökologische Rassen durch Aufdecken einer Beziehung zwischen Inversionsfrequenz und Biotop (Stadttnähe).



DOBZHANSKY (WRIGHT und DOBZHANSKY, 1946) entdeckte heterotische, strukturelle Heterozygotie als einen in der Natur wirksamen *Adaptationsmechanismus* bei *D. pseudoobscura*. Seine Experimente in Populationskästen lieferten direkte Beweise für die Gültigkeit seiner Deutung (1947). Die weiterhin von DOBZHANSKY gefundene Proportionalität zwischen chromosomalem, strukturellem Polymorphismus und relativer Anzahl verwendbarer ökologischer Nischen (Brito da Cunha et al., 1950) stellen ökologische Untersuchungen in den Mittelpunkt der populationsgenetischen Forschung.

Parallel mit diesen Arbeiten liefen in den letzten zehn Jahren einige rein ökologische, die für die Beurteilung der betreffenden Arten und deren Verbreitung von grossem Wert sind, und ein noch nicht voll ausgewertetes Gut an populationsgenetisch wichtigen Beobachtungen darstellen. Sie haben zudem ihre Bedeutung zur Erfassung der Art als biologische Erscheinung (MAYR 1942). N. W. und E. A. TIMOFEEFF-RESSOVSKY (1940) beobachteten mit Hilfe der Netzquadratmethode die zeitliche und räumliche Verteilung von *Drosophila*-Arten über das Gelände. Sie stellten einen *Tageszyklus* der Flugaktivität fest, eine artspezifische jahreszeitliche Verteilung der Häufigkeit, sowie eine räumliche Verteilung über das Gelände, welche an die Verteilung bestimmter Biotope gebunden ist. SPENCER (1940) studierte die Biologie von *D. immigrans*. Nach seiner Darstellung ist das Auftreten der Art an bestimmte, ökologische Bedingungen eng gebunden, zudem machte er die *bioökologisch* interessante Feststellung, dass *D. immigrans* an Plätzen auftritt, in denen *D. hydei*, eine von SPENCER ebenfalls ökologisch untersuchte Art, dominiert.

PATTERSON (1943) beobachtete in Fängen, die während zweier Jahre periodisch auf einem Versuchsfeld ausgeführt wurden, das jahreszeitliche Variieren der Populationsdichte verschiedener Arten. Je nach Art stellte er das Auftreten eines jahreszeitlichen Dichtemaximums als Folge von optimalen Klima- oder Futterbedingungen fest.

DOBZHANSKY und EPLING (1944) untersuchten die Biologie und Ökologie von *D. pseudoobscura*. Sie fanden, dass die Nahrung der Imagines in der Natur hauptsächlich aus Hefen und Bakterien besteht, welche sie wahrscheinlich aus gärenden Baumsäften

gewinnen. Weiter beobachteten sie, dass sich die tägliche Flugaktivität der Art an sonnigen Tagen auf den frühen Morgen und den Abend beschränkt und wahrscheinlich von der Lichtintensität bestimmt wird. Einige jahreszeitliche Zyklen wurden verfolgt.

Erste Migrationsexperimente mit einwandfreier Methode und Auswertung erfassten mathematisch die räumliche Verteilung der Fliegen über das Gelände (DOBZHANSKY und WRIGHT, 1943, 1947). Solche experimentell gewonnene Werte sind geeignet für die Beurteilung der Interaktion zwischen „systematic pressure“ (Mutation, Selektion und Migration) und genetischer Oszillation („genetic drift“, WRIGHT 1932). Ferner erlaubt eine von DOBZHANSKY und WRIGHT (1947) publizierte Formel die annäherungsweise Berechnung von Populationsdichten auf Grund der Daten von Migrationsexperimenten.

Die Bedeutung, die der Ökologie von Arten im Zusammenhang mit populationsgenetischen Fragen beigemessen werden kann, bedarf noch einer Einschränkung. In verschiedenen Biotopen lebende und in der Folge genetisch differenzierte Populationen einer Art können als ökologische Rassen angesprochen werden. Diese Rassen können sich aber nur als differenzierte Einheiten erhalten, falls sie voneinander geographisch getrennt sind. Nach der Analyse von MAYR (1942, 1947) der vorhandenen Daten auf dem ganzen Gebiet der Biologie wurde noch kein Fall sympatrischer, ökologischer Rassen festgestellt. Das Rassen- und Artbildungsphänomen ist ein geographisches, denn erst die räumliche komplette Trennung schafft die Barriere, die Genaustausch verhindert, genetische Differenzierung gewährt und Isolationsmechanismen und schliesslich Arten entstehen lässt.

#### b) *Problemstellung.*

Während meiner Fangtätigkeit versuchte ich, im Rahmen des Möglichen Einblicke in die Ökologie der von mir gefangenen Arten zu gewinnen.

Bereits im ersten Fangsommer lag der Verteilung der Stationen und dem periodischen Ausschicken von Köderflaschen diese Absicht zugrunde. Es zeigte sich aber, dass an keiner Station häufig und erfolgreich genug gesammelt worden war, als dass aus den Fängen einer

oder einiger vergleichbarer Stationen Gesetzmässigkeiten herausgelesen werden könnten. Höchstens gestatten die zusammengefassten Fangergebnisse aller Stationen einige Schlüsse. Der zweite Fangsommer lieferte zur Bearbeitung ökologischer Fragen bessere Resultate, da an einer kleineren Auswahl von Stationen eine grössere Anzahl von Fliegen gefangen wurde und die einzelnen Biotope, in denen gefangen wurde, eher vergleichbar sind. So gründen sich die in den folgenden Abschnitten angestellten Vergleiche meist auf die Fänge des zweiten Sommers. Immerhin muss darauf hingewiesen werden, dass auch diese Fänge nur unter Vorbehalt zu Vergleichen verwendet werden dürfen, da ich als einziger die Fänge ausführte und die einzelnen Stationen darum nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedenen Zeiten besuchte. In der Zeit, die zwischen Fängen an verschiedenen Stationen oder Landesteilen verstrich, können klima- und jahreszeitbedingte Veränderungen die Populationsdichte verschiedener Arten beeinflussen. Doch dank des Umstandes, dass gewisse Vergleichsmöglichkeiten trotzdem vorhanden sind und die Anzahl der gefangenen Fliegen ziemlich gross ist (rund 43.000), dürfen mit der nötigen Vorsicht einige Schlüsse gezogen werden. Es soll berücksichtigt werden, dass die mir gestellte Hauptaufgabe, nämlich die der Aufnahme des Artinventars für die Schweiz sowie der morphologischen und systematischen Bearbeitung der gefundenen Arten, Fänge an verschiedensten Orten forderte und dadurch ein tieferes Eingehen auf ökologische Fragen nicht möglich war.

In erster Linie versuchte ich, festzustellen, in welchen Biotopen die einzelnen Arten vorkommen. Die betreffenden Ergebnisse werden unter *Verteilung nach Biotopen* (S. 133) dargestellt. Eine mehr oder weniger starke Bindung der Arten an bestimmte Biotope zeigt sich ebenfalls, wenn man untersucht, in welchen Biotopen eine Art am häufigsten als dominante Form auftritt. Die aus meinen Fangdaten resultierenden Aufschlüsse zu dieser Fragestellung sind unter „*Dominierende Arten*“ (S. 142) dargestellt. Im Anschluss daran wird der chorologisch interessante *Anpassungsgrad an Kulturbiotope* einiger Arten diskutiert. Das nächste Kapitel enthält Angaben über die *Verteilung von Kulturgängern* über verschiedene Kulturbiotope. Beobachtungen über das Vorkommen von Arten in verschiedenen Höhenlagen folgen unter „*Höhenverbreitung*“ (S. 149).

Alle diese Ergebnisse geben Aufschluss darüber, ob eine Art in ihrer Verbreitung eher an bestimmte Biotope fixiert (stenotop, S. 162) oder ökologisch vielwertiger (euryök, eurytop) ist. Eine eurytope Verbreitung, wie sie unter den Wildarten unseres



Gebietes *D. subobscura* am deutlichsten aufweist, lässt Rückschlüsse auf den relativen Reichtum der Art an adaptivem Polymorphismus (DOBZHANSKY 1948b) zu. Der verschiedene Grad ökologischer Valenz wird auf S. 163 am Beispiel der *obscura*-Gruppe zusammenfassend und abschliessend diskutiert.

### c) Kritik der Fangmethoden.

Die während der Fänge angewendeten Fangmethoden sowie auch die Zusammensetzung des Köders wurden auf S. 29-30 dargestellt. Bereits bei der Beurteilung der Arthäufigkeit innerhalb der schweizerischen *Drosophila*-Fauna wies ich darauf hin, dass die verwendeten Köder wahrscheinlich nicht alle Arten mit der gleichen Wirksamkeit anlocken (S. 44). Im Zusammenhang mit ökologischen Folgerungen, wie sie in den nachfolgenden Kapiteln gezogen werden, bedarf die Brauchbarkeit der Fangmethoden einer kritischen Wertung.

Folgende Faktoren beeinträchtigen mutmasslich die uniforme Wirksamkeit eines Einheitsköders:

a) Tageszeit. Wie mir während der Fänge oft auffiel, gewann ich zu verschiedener Tageszeit, aber am gleichen Ort, verschiedene Zahlen für die relative Häufigkeit der Arten.

b) Witterung. An kalten und regnerischen wie auch an heissen und trocknen Tagen gewann ich wahrscheinlich einen relativ grossen Anteil derjenigen Arten, die für die betreffende Witterung besonders tolerant sind.

c) Mobilität der Fliegen. Nicht alle Arten dislozieren mit der gleichen Lebhaftigkeit, was sich im Migrationsexperiment (DOBZHANSKY 1944, 1947 und 1950) erweist. Arten mit hoher Migrationsrate haben eher die Chance, in den Bereich der Köderwirkung zu gelangen. Ein Köder, der an einem bestimmten Standort lokalisiert ist, zieht die sich in der Nähe aufhaltenden, relativ sessilen Arten an und von den mobileren nicht nur die Individuen seines Wirkungsbereichs, sondern ebenfalls die migrierenden.

d) Biologische Unterschiede. Je nach der natürlichen Nahrung, an welche die Arten angepasst sind, reagieren sie verschieden auf den Ködergeruch.

e) Störende Einflüsse. Ein Köder wirkt in einem trockenen, lichten Wald vielleicht ungleich stärker als in einer Obstwiese, in der auf dem Boden liegendes Fallobst die Luft mit Gärungsestern erfüllt. In einem offenem Gelände wird der Köderduft weiterhin eher



vom Wind verstreut als im Wald, was sich für den Fangzweck sowohl günstig wie ungünstig auswirken kann.

Aus diesen wahrscheinlich noch lückenhaften Ausführungen ist ersichtlich, dass viele Faktoren die Köderwirkung beeinflussen, und sich die Fangmethode nicht für eine exakte Versuchsanordnung zu eignen scheint.

Wir wissen aber nichts über den Grad der Wirksamkeit dieser Einflüsse, weiter beobachten wir, wie sich schlechte wie gute Fänge in ihrer prozentualen Artzusammensetzung nicht wesentlich unterscheiden und Fänge an gleichen Plätzen mehr oder weniger gleiche Ergebnisse liefern (S. 139). Eine Methode, alle Arten mit der gleichen Wirksamkeit anzuziehen, ist schlechthin undenkbar. Alle Fänge, wie sie zur Analyse der Verbreitung (PATTERSON usw.) und Biotopwahl (TIMOFEEFF, DOBZHANSKY) ausgeführt wurden, litten unter den gleichen Mängeln und erbrachten trotzdem gute Resultate. Wir müssen wohl mit störenden Faktoren rechnen, anderseits aber auch darauf bauen, dass sie untereinander in ihrer Wirkung interferieren und bei vielen Einfangfängen in ihrer Gesamtheit so konstant wirksam sind, dass sie als vorhandener, aber unbekannter Einfluss aus der Betrachtung eliminiert werden können. Beim Summieren meiner Fänge erhalte ich Durchschnitte, die von diesen Faktoren weniger beeinflusst werden als Ergebnisse von Einfangfängen. Ich bin mir bewusst, nicht absolut sichere Ergebnisse erhalten zu haben, sondern solche, wie sie auf Grund der unvollkommenen, aber einheitlich angewendeten Fangmethode möglich sind.

## 2. VERTEILUNG NACH BIOTOPEN.

N. W. und E. A. TIMOFEEFF-RESSOVSKY beobachteten (1940) in der Nähe von Berlin mit Hilfe der Netzquadratmethode die Verteilung verschiedener *Drosophila*-Arten über ein begrenztes, 12 Hektaren umfassendes Gelände. Sie fanden, dass Arten der *obscura*-Gruppe wie auch andere, von ihnen nicht bestimmte (*phalerata* und *transversa*) mehr oder weniger diffus über das ganze Areal verteilt waren. Eine andere Verteilungsart zeigten *D. melanogaster* und *D. funebris*, indem sie sich vom Makrobiotop unabhängig, auf bestimmte Mikrobiotope, wie Müllhaufen und Obst, lokalisiert zeigten. Mit Hilfe ebenfalls gleichmässig über das

Gelände oder längs einer Geraden verteilten Köderflaschen stellten DOBZHANSKY und EPLING (1944) für *D. pseudoobscura* eine Verteilung fest, wie es TIMOFEEFF-RESSOVSKY für die verwandten europäischen Arten beschrieben hatten, nämlich kontinuierlich, aber stark variierend in der Dichte je nach Mikromilieu. Am meisten Individuen der Arten wurden längs eines Waldrandes und in der Nähe freistehender, grosser Eichen und Pinusbäume gefangen. Sie fehlte nahezu in offenen Wiesen und Brachland und zeigte mittlere Populationsdichte in einem Tobelwald.

Während meiner Sammeltätigkeit im Sommer 1947 führte ich an jeder Station gleichzeitig Fänge in möglichst allen der von mir unten beschriebenen Biotopen aus. Die Fangzahlen wurden für jeden Biotop gesondert notiert. Die spätere Zusammenstellung aller dieser Fangrapporte, soweit sie vergleichbar sind, ergaben die in Tabelle 17 angeführten Zahlen.

Zur Abgrenzung des Begriffs „Biotop“ entnehme ich die Definition und zwei weitere Zitate aus HESSE 1924:

S. 141: „Das für die Betrachtung grundlegende Lebensgebiet, die primäre topographische Einheit ist die *Lebensstätte* (der Lebensort) oder der *Biotop*. Sie umfasst Abschnitte des Lebensraums, die im wesentlichen Verhalten der Lebensbedingungen und in den dort vorhandenen, an die Bedingungen angepassten Lebewesen, den Lebensformen, gleichartig und von anderen Oertlichkeiten darin abweichen.“ „Die Lebensstätte ist unmittelbar gegeben durch die Ähnlichkeit der Standortsfaktoren, wie Medium, Klima, Untergrund u. a.; dadurch wird eine analoge Ausbildung der Pflanzen- und Tierbevölkerung an gleichnamigen Lebensstätten bedingt.“ „Dazu kommt, dass... Wald, Grasland für die zoologische Betrachtungsweise selbst zum Lebensgebiet wird, in dem sich die Objekte der Untersuchung aufhalten“.

S. 143: „Nicht jeder Wohnplatz einer Lebensgemeinschaft ist zugleich ein Biotop im biogeographischen Sinne. Die Lebewelt eines Eichenwaldes, den Wald selbst einbegriffen, bildet eine Biocönose, aber auch ein Ameisennest in diesem Wald oder ein Haselstrauch am Waldrande mit ihrer Bewohnerschaft. Der Eichenwald bildet einen Biotop, die beiden anderen nicht“.

#### a) *Die unterschiedenen Biotope.*

Bei der Sammeltätigkeit wie bei der Zusammenstellung der Ergebnisse unterschied ich folgende fünf Biotope:

a) W = Wald, mit Kübelstandorten im Waldinnern, mindestens 100 m vom Waldrand entfernt.

b) WR = Waldrand.

c) GB = isolierte Gebüschgruppen, Hecken, Bäume und Baumgruppen im Freiland.

d) O = Obstgärten und Obstwiesen, nicht in unmittelbarer Nähe von Häusern und Gemüsegärten.

e) H = Hausnähe; Gemüse- und Beerengärten bei Häusern, Obstspalier an Hauswänden, Komposthaufen. Nicht Hausinneres.

Der Biotop „Freiland, offene Wiesen und Äcker“ wurde vernachlässigt, da Fänge in diesem Biotop zu unergiebig waren.

Die Biotope O und H wurden durch den Menschen geschaffen und sind zur Hauptsache von denjenigen *Drosophila*-Arten besiedelt, die als kulturbiotopisch (S. 146) gelten; ich nenne sie Kulturbiotope, in Anlehnung an analoge Wortbildungen wie Kulturlandschaft, Kulturwald, welche HESSE verwendet. Im Gegensatz dazu fasse ich die drei ersten, vorwiegend von Wildbiotoparten besiedelten Biotope W, WR und GB als Wildbiotope zusammen.

Meine geringen Standortzahlen pro Biotop erlauben es nicht, die fünf verschiedenen Hauptbiotope noch weiter, z. B. nach Gesichtspunkten der Vegetationslehre, aufzusplitteln. Unter W und WR sind demnach verschiedene Waldtypen, wie Buchenwald, Eichenmischwald usw. vereinigt. Das kann verantwortet werden, da uns vorderhand interessiert, wie weit sich die einzelnen Arten aus dem Wald, der ihnen bezüglich Feuchtigkeit und Lichtintensität am meisten zusagt, ins Freiland hinausgewagt haben. Da wir von den meisten Arten noch nicht wissen, wovon sich Adulttiere und Larven ernähren, beziehungsweise von welchen Pflanzenarten und deren Ausscheidungs- und Abbauprodukten, würde eine Unterteilung des Biotops Wald wohl eine erste Möglichkeit darstellen, verschiedene Pflanzen als Futterlieferanten zu erwägen oder auszuschliessen, jedoch noch keine irgendwie sicheren Ergebnisse liefern. Die meisten Arten sind zudem wahrscheinlich stark euryök und polyphag. Wir beschränken uns demnach darauf, das relativ häufige Vorkommen in W, WR und Freiland festzustellen, sowie den Anpassungsgrad an Kulturbiotope zu prüfen. Für die Biotope O und GB gilt dasselbe.

Für die Zusammenstellungen der Fangresultate, die über die Biotopfrage Auskunft geben sollen, wurden nur vergleichbare

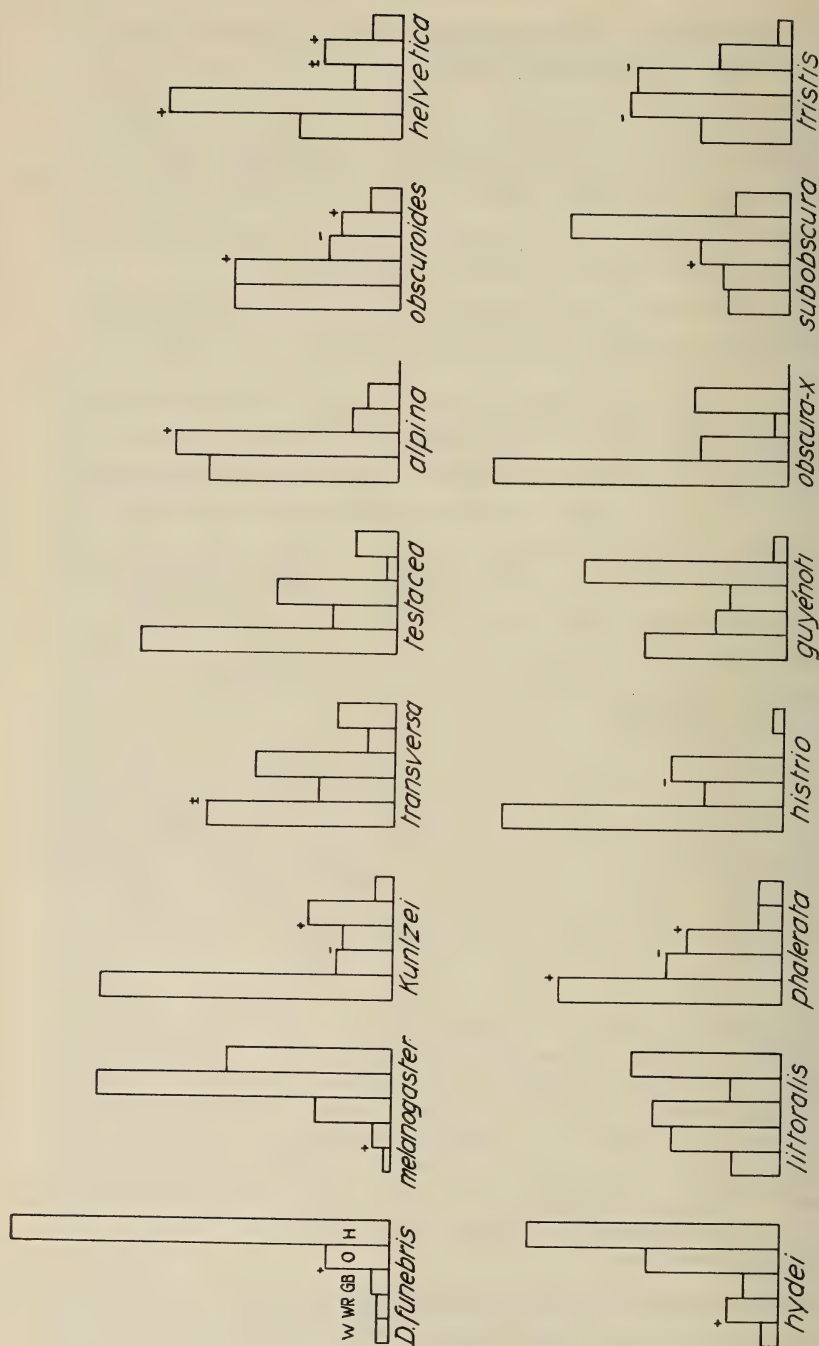


Abb. 41.

Verteilung einiger Arten über die Biotope „Wald“ (W), „Waldrand“ (WR), „freistehende Gehölze“ (GB), „Wiesen mit Obstbäumen“ (O) und „Hausnähe“ (H). Die Säulen stellen die durchschnittliche Anzahl von Individuen dar, die in sämtlichen Plätzen des betreffenden Biotops gefangen wurden.

+ zwischen zwei Säulen = Unterschied statistisch gesichert, — = nicht gesichert, ± = schwache Sicherung.



Fangresultate verwendet. Drei Fänge mussten ausgeschaltet werden, da sie atypische Resultate geliefert hatten. Sie sind im Abschnitt *Ausnahme fänge* vereinigt (S. 139).

b) *Relative Häufigkeit der Arten in den fünf Biotopen.*

Tabelle 17 (S. 171) gibt ein Bild über die Häufigkeit der Arten in den verschiedenen Biotopen. Die Fangzahlen stammen vom zweiten Sommer. Für jeden der fünf Biotope ist in der ersten Kolonne die Anzahl der gefangenen Individuen pro Art, in der zweiten Kolonne die durchschnittliche Individuenzahl pro Kübel eingetragen. Beispiel: im Biotop Wald (W) wurden an 55 Kübelstandorten insgesamt 66 Individuen von *D. funebris* gefangen, dies ergibt pro Kübelstandort ( $66:55 = 1,3$ ) einen Durchschnitt von 1,3 *D. funebris*-Individuen. Vergleicht man für jede Art die Quotienten aller fünf unterschiedenen Biotope, so ersieht man, in welchem Biotop eine Art am häufigsten vorkommt: *D. funebris* im Biotop H, *D. obscuroides* gleich häufig in den Biotopen W und WR usw.

Die in Tabelle 17 ersichtlichen Durchschnitte wurden für jede Art graphisch miteinander verglichen (Abb. 41). In jedem Diagramm sind die Durchschnitte für die fünf Biotope aufgezeichnet, und zwar von links nach rechts für Wald, Waldrand, freistehende Büsche und Bäume, Obstgarten und Hausnähe, d. h. gemäss einem Gradienten, der von einem extremen Wildbiotop (W) über WR und GB ins Freiland und schliesslich in einen extremen Kulturbiotop führt. Um die Blockdiagramme der einzelnen Arten besser vergleichbar zu machen, wurden sie in verschiedenen Masstäben überhöht, so, dass die fünf Säulen eines Diagramms immer 100% ergeben. Trotzdem werden nicht Frequenzen, sondern Durchschnitte verglichen. Wo es nötig war, wurden die Unterschiede zwischen zwei oder einigen benachbarten Säulen des gleichen Diagramms mit der  $\chi^2$ -Methode statistisch geprüft. Ein +, das in den Diagrammen zwischen zwei Säulen steht, bedeutet, dass der Unterschied zwischen diesen beiden Säulen statistisch gesichert ist, ein — bedeutet das Gegenteil, während  $\pm$  das Zeichen für schwache Sicherung ist, d. h. für einen p-Wert zwischen 0,01 und 0,001. Selbstverständlich wurden für das statistische Prüfungsverfahren nicht die Durchschnittszahlen (D) der Tabelle 17, sondern die Individuenzahl (S) verwendet.

c) *Diskussion der Ergebnisse.*

Die Häufigkeitsquotienten (Tab. 17) und die Diagramme (Fig. 41) gestatten einen Überblick über die Verteilung jeder Art über die fünf unterschiedenen Biotope, wie sie sich aus meinen Fängen ergeben, und erlauben Vergleiche von Art zu Art. *D. funebris* zeigt kleine durchschnittliche Fangzahlen in den Wildbiotopen W, WR, und GB gegenüber grösseren für die Kulturbiotope O und H, und erweist sich also in unserem Gebiet als Kulturgänger. *D. melanogaster* zeigt ähnliche Verhältnisse, mit dem Unterschied, dass der höchste Durchschnittswert auf den Biotop O fällt. In Obstanlagen ist *D. melanogaster* unbestreitbar häufiger als *D. funebris*, während in Hausnähe, vor allem auf Komposthaufen, *D. funebris* überwiegt. Der geringere Wert von *D. melanogaster* für den Biotop H ist auf die geringere Häufigkeit dieser Art in Komposthaufen zurückzuführen, ist aber nicht gültig für die Verhältnisse im Innern von Häusern (S. 148). Ähnliches Verhalten wie die beiden erstgenannten Arten zeigen *D. hydei* und *D. subobscura*. *D. kuntzei*, *D. transversa* und *D. histrio* sind in Wildbiotopen am häufigsten. Fasst man die Arten mit ähnlichem Verhalten in Bezug auf Biotopwahl zusammen, so erhält man folgende Gruppen:

- a) Kulturbiotoparten: *D. funebris*, *D. melanogaster*, *D. hydei*.
- b) Wildbiotoparten: alle anderen.
- c) Wildbiotoparten, die auch in Kulturbiotopen mehr oder weniger stark vertreten sind: *D. subobscura*, *D. littoralis*, *D. guyénoti*.
- d) Waldarten: *D. obscuroides*, *D. testacea*, *obscura-X*, *D. kuntzei*, *D. phalerata*, *D. transversa*, *D. histrio*.
- e) Wildbiotoparten, die vorwiegend an Waldrändern und freistehenden Gebüsch und Bäumen vorkommen: *D. littoralis*, *D. helvetica*, *D. subobscura*, *D. tristis*.

d) *Aufschlüsse aus Einzelbeobachtungen.*

Nicht nur die Gesamtheit der Fangdaten, sondern bereits einzelne Fangergebnisse erlauben, für bestimmte Arten eine spezifische Verteilung in Bezug auf die Biotope zu beobachten. Als Beispiel möge folgendes Fangprotokoll (Tab. 9) dienen:

TABELLE 9.

Fangprotokoll von 5 Kübelstandorten in zwei Biotopen, Wald (W) und Waldrand (WR).

Ort: Schweikhof bei Lanzenneunforn, Thurgau (Abb. 43, Nr. 115). Die Zahlen (Anzahl gefangener Individuen pro Art) setzen sich aus den Ergebnissen von 4 Fängen zusammen, die an drei Tagen (29. Juni bis 1. Juli 1947) ausgeführt worden waren.

Arten	W	W	WR	WR	WR
<i>D. subobscura</i> . . . . .	1	1	60	20	66
<i>D. helvetica</i> . . . . .	2	1	44	49	59
<i>D. obscuroides</i> . . . . .	29	34	72	38	59
<i>D. guyénoti</i> . . . . .	—	2	5	1	—
<i>D. tristis</i> . . . . .	—	1	5	1	2
<i>D. funebris</i> . . . . .	—	—	1	3	3
<i>D. ambigua</i> . . . . .	—	—	16	—	11
<i>D. phalerata</i> . . . . .	30	28	13	3	8
<i>D. testacea</i> . . . . .	36	34	19	5	7
<i>D. kuntzei</i> . . . . .	28	41	5	6	2
<i>obscura-X</i> . . . . .	9	11	1	—	1
<i>D. melanogaster</i> . . . . .	—	1	2	4	1
<i>D. transversa</i> . . . . .	1	—	1	—	—
<i>D. histrio</i> . . . . .	2	1	—	1	—
<i>D. hydei</i> . . . . .	—	—	—	1	—
<i>D. littoralis</i> . . . . .	—	1	—	—	—

Der Wald ist ein Buchen-Mischwald mit grossen Fichtenbeständen im Innern. Am Waldrand beobachtete ich neben Buchen (*Fagus silvatica*) und Fichten (*Picea excelsa*) noch Eichen (*Quercus*), Feldahorn (*Acer campestre*) und Hornstrauch (*Cornus sanguineus*).

Aus diesem Protokoll ist deutlich ersichtlich, dass sich *D. phalerata*, *D. testacea*, *D. kuntzei* und *obscura-X* (S. 89) im Waldinnern konzentrieren, während *D. subobscura* und *D. helvetica* im Waldrand ihre dichtesten Populationen bilden. *D. obscuroides* ist sowohl im Wald wie im Waldrand vertreten.

### 3. AUSNAHMEFÄNGE.

Drei Fänge, welche eine vom normalen Durchschnitt abweichende prozentuale Zusammensetzung der Arten erbrachten, wurden als Ausnahmefänge aufgefasst und aus der Berechnung

über die durchschnittliche Häufigkeit in verschiedenen Biotopen (S. 136) und Höhenlage (S. 149) eliminiert. Sie sollen an dieser Stelle erwähnt werden.

**Löhningen** (75, Abb. 43). 23. bis 26. Juni 1947. Gefangen wurde an verschiedenen Plätzen im Innern eines Eichen-Ahorn-Laubmischwaldes (*Quercus*, *Tilia*, *Acer*), ferner am Waldrand und inmitten einer Obstwiese mit Kirschbäumen (*Prunus avium*). Das Wetter war ausserordentlich trocken, Mittagstemperaturen erreichten 35° C. Der Bestand an Wildarten schien reduziert, dagegen dominierte in den Fängen *D. funebris*, und zwar in der Obstwiese, am Waldrand und in einigen vom Waldrand nicht zu weit entfernten Wald-Standplätzen. Die Art migrierte offenbar von einem Schweinestall aus in das umliegende Gelände. Im Stall selbst waren dichteste Schwärme der Art konzentriert. Die Fangdaten: *D. subobscura* 408 Individuen, *D. funebris* 1189, übrige Arten (11) 186. Der Fang muss wegen der ungewöhnlich grossen Häufigkeit von *D. funebris* als Ausnahmefang gewertet werden.

**Buix** (22). 12. bis 13. September 1947. Die Fangplätze lagen ca. 2 km vom Dorf Buix entfernt, im Wald (Buchen-Fichten), Waldrand und in einer Hecke, alle in der Nähe von Bach, Sumpfwiese und Entwässerungsgräben. Die Gesamtfangzahlen der Station wurden bestimmt durch die Ergebnisse eines einzigen Standortes (Waldquelle), in welchem der hohe Anteil von *D. testacea* und *D. kuntzei* auffiel. Das Protokoll:

<i>D. subobscura</i>	67	<i>D. testacea</i>	192
<i>D. histrio</i>	45	<i>D. hydei</i>	2
<i>D. melanogaster</i>	52	<i>D. kuntzei</i>	157
<i>D. tristis</i>	1	<i>D. phalerata</i>	98
<i>D. helvetica</i>	3	<i>D. unimaculata</i>	1
<i>D. transversa</i>	5	<i>obscura-X</i>	1
<i>D. busckii</i>	2	<i>D. obscuroides</i>	1
<i>D. guyénoti</i>	1		

Dieser Fang gilt als Ausnahmefang wegen des hohen Anteils von *D. testacea* und *D. kuntzei*. Beide Arten traten in meinen übrigen Fängen (ausser in Sonceboz, siehe unten) mit bedeutend geringerer relativer Häufigkeit auf.

**Sonceboz** (124). Fangzeit 14. bis 16. September 1947. Die Ortschaft liegt an dem nach SO exponierten Jurahang, ca. 600 m. ü. M.



Der Fangort lag inmitten eines grossen Buchenwaldes, der den Jurahang bedeckt, ca. 2 km unterhalb der Ortschaft Sonceboz, an einem Bach, der von einem Kraftwerk wegführt und kleine Becken mit relativ unbewegtem Wasser füllt. Das Bachufer ist gesäumt von sumpfigen Wiesen, die mit Buchen (*Fagus*), Eschen (*Fraxinus excelsior*), Erlen (*Alnus*) und Feldahorn (*Acer*) bestanden sind. Das Protokoll:

<i>D. testacea</i> . . . . .	5705 Individuen
<i>D. histrio</i> . . . . .	1425 »
<i>D. phalerata</i> . . . . .	223 »
<i>D. kuntzei</i> . . . . .	5 »
<i>D. limbata</i> . . . . .	8 »
<i>D. transversa</i> . . . . .	27 »
<i>D. obscuroides</i> . . . . .	51 »
<i>D. tristis</i> . . . . .	2 »
<i>D. ambigua</i> . . . . .	6 »
<i>D. subobscura</i> . . . . .	3 »
<i>D. alpina</i> . . . . .	7 »
<i>D. helvetica</i> . . . . .	7 »
<i>obscura-X</i> . . . . .	2 »
<i>D. melanogaster</i> . . . . .	55 »

Die drei Arten *D. testacea*, *D. histrio* und *D. phalerata* überwogen zahlenmässig über die anderen Arten. Mit Ausnahme von Buix und Etang de Gruyère (Tab. 13) wurden in keinem Fangplatz solche Verhältnisse angetroffen. Da die Fangzahlen für die beiden ersten Arten ausserordentlich hoch sind, musste das Ergebnis von Sonceboz als Ausnahmefang in diesem Abschnitt gesondert besprochen werden.

Alle drei erwähnten Arten sind wildbiotopisch, und es fällt schwer zu erklären, welche Faktoren die Entstehung so dichter Populationen begünstigten. Auf dem ganzen Areal und dem umliegenden Gelände fand ich keine Hutpilze, die als Substrat für die Larvenentwicklung hätten vermutet werden können. Die Populationen schienen zur Hauptsache auf einen kleinen Uferstreifen von ca. 20 mal 50 m lokalisiert, d. h. auf eine sumpfige Waldwiese mit wasserführenden Entwässerungsgräben, die teilweise im Wald verlaufen. Es bleibt zu erwähnen, dass ich bei weitem nicht alle gefangenen Individuen bestimmte und zählte. Aus jedem Köderkübel flogen beim Fang Schwärme von tausenden von Individuen auf.

## 4. DOMINIERENDE ARTEN.

Eine Art, die an einem bestimmten Fangplatz in einem ausgewählten Biotop, beim Fang mit Kübeln den zahlenmässig grössten Anteil ausmacht, kann mit einiger Vereinfachung als die in diesem Biotop dominierende Art aufgefasst werden. PATTERSON verwendet den Begriff Dominieren in Zusammenhang mit den Kriterien ADAMS (1943, S. 251) zur Beurteilung der Verbreitung von Arten über tiergeographische Gebiete. So bezeichnet er *D. pseudoobscura* als die im westlichen Teil der U.S.A. dominante *Drosophila*-Art. Ein weiteres, zur Charakterisierung der Verbreitung verwendetes Attribut ist häufig (engl. „common“), welches aber lediglich eine Mengenbezeichnung darstellt und keine komparative Beziehung (zu andern Arten einer Population oder Fauna) andeutet. Dagegen ist der Superlativ „häufigste“ gleichsinnig mit „dominant“.

Aus Tab. 10 lässt sich für jeden der fünf ausgewählten Biotope ersehen, mit welcher durchschnittlichen Häufigkeit einzelne Arten zahlenmässig überwiegen. Erfasst werden bei dieser Klassifikationsweise nur die häufigeren Arten. Ebenso ist ersichtlich, mit welcher Wahrscheinlichkeit eine Art in jedem der fünf Biotope dominieren kann und damit, ob es sich um eine Wildbiotop- oder um eine Kulturbiotopart (S. 146) handelt.

## a) Erläuterungen zur Tab. 10, geordnet nach Biotopen.

*Biotop Wald.* — *D. obscuroides* dominierte in 45% der Waldstandorte und kann als die normalerweise in Laubmischwäldern des Mittellandes und der Voralpen dominierende Waldform gelten. Die meisten Fänge in Wäldern, in denen eine der andern Arten als dominierende Art festgestellt wurde, können als Ausnahmefänge gelten und durch abweichende Vegetation, anderen Klimacharakter und höhere Lage erklärt werden. So dominierte *D. subobscura* im Deltawald der Rhonemündung in den Genfersee (Noville, Abb. 43, S. 150), in einem xerothermen Milieu südwestlich Genf (Russin), in einem ausgedehnten Föhrenwald (*Pinus silvestris*) des Wallis (Pfywald) und in zwei alpinen Engadiner Wäldern (Schuls und Sils Maria). *D. kuntzei* dominierte in einem pilzreichen Fichtenwald (Schweikhof bei Lanzenneunforn) und nahe einer Waldquelle in einem Wald der Ajoie (Buix), in dem sie mit einem

TABELLE 10.

Anzahl der Fangplätze (nach Biotopen geordnet),  
in denen häufige Arten dominierten.

Arten	Biotop W		WR		GB		O		H	
	55		75		57		16		14	
	<sup>n</sup> Stand- orte	in %	<sup>n</sup> Stand- orte	in %	<sup>n</sup> Stand- orte	in %	<sup>n</sup> Stand- orte	in %	<sup>n</sup> Stand- orte	in %
<i>D. obscuroides</i> . .	25	45	33	44	7	12	—	—	1	—
<i>D. subobscura</i> . .	9	16	19	25	29	52	5	31	4	—
<i>D. testacea</i> . . .	4	7	5	7	3	—	—	—	1	—
<i>D. kuntzei</i> . . .	4	7	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. helvetica</i> . . .	3	5	10	13	1	—	—	—	1	—
<i>D. funebris</i> . . .	3	5	—	—	1	—	2	—	5	36
<i>D. histrio</i> . . . .	1	—	1	—	2	—	—	—	—	—
<i>D. littoralis</i> . . .	1	—	—	—	3	—	—	—	—	—
<i>D. alpina</i> . . . .	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. melanogaster</i> .	—	—	4	5	12	21	9	56	2	—
<i>D. hydei</i> . . . .	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—

Pilzfresser, *D. testacea*, eine offenbar saisonbedingt dichte Population bildete. *D. testacea* dominierte mit *D. kuntzei* in Schweikhof und Buix, weiter in einem Eichenmischwald der Voralpen (Maienfeld) und in einem Hochmoor (Etang de Gruyère). *D. funebris* war die häufigste Art in drei Waldstandorten (Löhningen), während einer ausgesprochenen Hitzeperiode, in der die Populationen von Wildarten stark reduziert schienen (S. 140). *D. helvetica* dominierte in einem feuchten, voralpinen Wald mit dichter Vegetation am Vierwaldstättersee (Vitznau) und in einem Buchenmischwald oberhalb des Wallensees (Mollis). *D. histrio* dominierte in einem feuchten Schluchtwald (Vallorbe) zur gleichen Zeit, in der die Art an einem Waldrand (Sonceboz, S. 140) zusammen mit *D. testacea* Populationen bildete, die an Dichte nur mit denen von Kulturgängern in Kulturbiotopen verglichen werden können. *D. littoralis* war die häufigste Art in einem Uferwald (Stetten) und *D. alpina* in einem alpinen Fichtenwald (Fetan).



*Biotop Waldrand.* — *D. obscuroides* dominierte ebenfalls in fast der Hälfte aller Waldrandstandorte. Wie im Biotop Wald erwies sich *D. subobscura* als zweithäufigste dominierende Art, doch ist das Zahlenverhältnis zwischen den beiden Arten zugunsten von *D. subobscura* verschoben. *D. testacea* dominierte zu einer Zeit nach der grössten Hutpilzentwicklung, im September in Sonceboz (S. 140) und Laufen, beide Orte im Jura gelegen, sowie an einem Standort an der Rhonemündung (Noville). *D. melanogaster* war die häufigste Waldrandform in der Nähe einer Obstbaum-Anlage (Sion, Wallis) und in Etzgen (östlich Basel) zur Zeit der Apfelernte. *D. hydei* dominierte in der Nähe einer Obstwiese und eines Bauernhofs (Sulz), *D. histrio* zur Zeit ihrer wahrscheinlich grössten Populationsdichte unterhalb Sonceboz und *D. alpina* in Fetan (Engadin).

*Biotop „Gebüsch, Hecken, freistehende Bäume und Baumgruppen“.* — *D. subobscura* erwies sich in der Hälfte aller Standorte dieses Biotops als die dominierende Art. In Gebieten mit relativ dichter Waldbedeckung dominierte in einigen Fällen noch *D. obscuroides* (Kernwald, Frick, Merishausen, Altdorf, Maienfeld und Davos). In der Nähe von Obstbäumen dominierte *D. melanogaster* (Therwil, Reichenau, Scherzingen, Sion) und an Ufern *D. littoralis* (Stetten, Sulz, beide Orte an der Reuss, Kanton Aargau; Wallenstadt). *D. histrio* dominierte nahe einer freistehenden Fichte bei einem Hochmoor in den Freibergen (Etang de Gruyère).

*Biotop Obstwiese.* — In Obstwiesen ist *D. melanogaster* unbestritten eine der häufigsten Arten. Sie dominierte in über 50% der Standorte. Interessant ist die Häufigkeit, mit welcher sich *D. subobscura* in Kulturbiotopen als dominierende Form zeigte. In den Fängen des nächsten Biotops, „Hausnähe“, steht die Art ebenfalls an zweiter Stelle. An allen Standorten des Biotops „Obstwiese“ war *D. subobscura* mit relativ hohen Prozentsätzen innerhalb der Fänge vertreten. *D. funebris* dominierte in einem Gelände, das von einem Schweinestall aus mit der Art infiziert war (Löhningen, S. 140).

*Biotop „Hausnähe“.* — Die geringe Anzahl von Fängen in diesem Biotop erlauben keine gesicherten Schlüsse. Trotzdem sollen die in der Tabelle enthaltenen Angaben durch Nennung der Fangorte verständlich gemacht werden. *D. subobscura* dominierte bei einem in Waldnähe gelegenen, von andern Häusern weit entfernten Bauernhof (Noville, Rhonemündung). *D. obscuroides* dominierte in Sihlwald, einer inmitten eines ausgedehnten Buchenmischwaldes gelegenen Siedlung, *D. helvetica* am gleichen Ort und *D. testacea* in einem Garten bei einem wenige Häuser umfassenden Weiler, an der rechten Talseite des Wallis bei Sion (Balt-schieder) in einem Milieu, das durch Sumpf, Weiden, Waldquelle und überwuchernde Vegetation gekennzeichnet ist. *D. melanogaster* dominierte in Riehen (bei Basel) und in Wädenswil, an beiden Orten in der Nähe ausgedehnter Obstanlagen. *D. funebris* ist die normalerweise



dominierende Art in der Nähe von Häusern, sie wird ausgestreut von dichten Populationen, die sie auf Komposthaufen, in Ställen und Kellern bildet.

b) *Bemerkungen über die Dominanzverhältnisse einiger Arten.*

Die beiden häufigsten Arten der *obscura*-Gruppe, *D. obscuroides* und *D. subobscura*, zeigen eine verschiedene Verteilung über die Biotope. *D. obscuroides* bildet ihre dichtesten Populationen im Wald. In Waldrändern ist die Art immer noch häufig, tritt aber im Biotop GB hinter *D. subobscura* zurück. In Obstwiesen und bei Häusern wird *D. obscuroides*, als eine der häufigsten der Schweiz, immer noch gefunden, ist aber kaum je mehr dominant. *D. subobscura* zeigt ein entgegengesetztes Verhalten, nämlich einen graduellen Anstieg in der relativen Häufigkeit vom Biotop Wald über Waldrand zum Biotop GB. *D. subobscura* ist die häufigste Wildbiotopart der Schweiz, hat sich aber an Freiland- und Kulturbiotop besser angepasst als *D. obscuroides*, da sie wahrscheinlich ökologisch plastischer ist (S. 164).

Eine Erwähnung verdient auch die unterschiedliche Verteilung der beiden Kulturgänger *D. melanogaster* und *D. funebris* über die Biotope. *D. melanogaster* dominiert in Obstwiesen sowie auch in vielen Fällen in den Biotopen GB und Waldrand, aber nur dann, wenn die betreffenden Standorte in der Nähe von Obstbäumen liegen. Die Art ist demnach trotz ihres Vorkommens in Wildbiotopen als typisch kulturbiotopische Form (S. 146) aufzufassen. Sie entwickelt sich, um dies aus ihrer Biotopwahl (S. 161) zu schliessen, in Obst und steht damit im Gegensatz zu *D. funebris*. Die letztgenannte Art entwickelt sich in Küchenabfällen, auf Komposthaufen und in Häusern, ist Allesfresser und in ihrer Verbreitung mehr an die Nähe menschlicher Behausungen gebunden als *D. melanogaster* (S. 136).

## 5. ANPASSUNGSGRAD AN KULTURBIOTOPE.

Analysieren wir die Verteilung von Arten über die fünf unterschiedenen Biotope (S. 136 und 142), so unterscheiden wir Formen, die zur Hauptsache in Wildbiotopen (S. 135) gefangen werden und

die ich als Wildbiotoparten (PATTERSON: „wild-species“) bezeichne. Weiter beobachten wir Arten, welche vorwiegend in

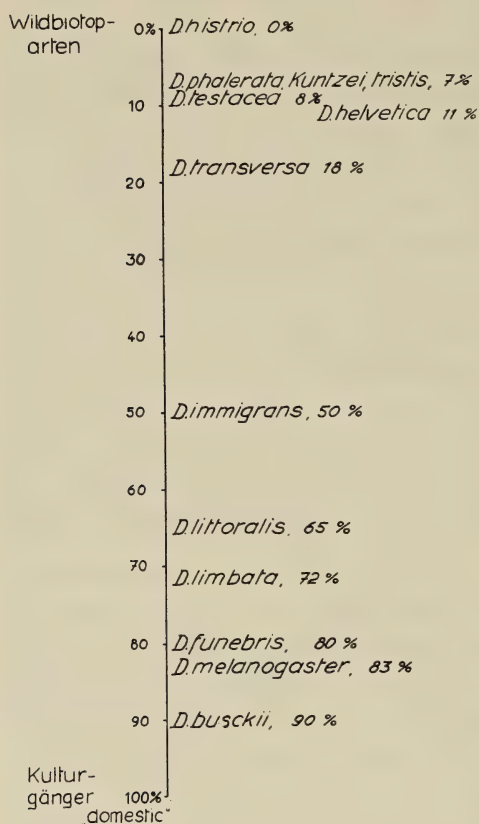


ABB. 42.

„Anpassungsgrad an Kulturbiotope“ einiger Arten, berechnet nach den Fangergebnissen des Sommers 1946. Die Zahlen geben an, wieviele Prozent der gefangenen Individuen aus Kulturbiotopen stammen.

Kulturbiotopen vorkommen, ich nenne sie Kulturbiotoparten. Der synonyme Ausdruck PATTERSONS, „domestic species“, stellt in wörtlicher Übersetzung als „domestizierte Art“ einen für *Drosophila*-Arten nicht verwendbaren Begriff dar.

Nun sind aber wildbiotopische *Drosophila*-Arten in ihrem Vorkommen nicht auf diejenigen Biotope beschränkt, nach denen sie klassifiziert werden, vielmehr erweisen sich fast sämtliche in der Schweiz gefangenen Arten als eurytop (S. 162). Berechnet man von einer grossen Anzahl gefangener Individuen einer Art den Prozentsatz der in Kulturbiotopen gefangenen, so

erhält man ein mit Vorbehalt verwendbares Mass für den Anpassungsgrad an Kulturbiotope.

Die Berechnung, zu wieviel Prozent eine Art an Kulturbiotope angepasst („domestic“) ist, stammt von PATTERSON (1943), der die Ergebnisse zur Beurteilung der historischen Verbreitung von

Arten verwendet. PATTERSON schliesst, in Übereinstimmung mit Überlegungen STURTEVANTS (1921) und unter Verwendung von Kriterien ADAMS (S. 42), dass Arten, für die in einem bestimmten tiergeographischen Gebiet ein geringer „Domestikationsgrad“ berechnet wird, mit einiger Wahrscheinlichkeit *autochthone* Arten des Gebiets sind. Umgekehrt sind die Kulturgänger eines Gebiets als die in diese Region eingeführten Arten zu betrachten. In Abb. 36 sind die aus den Fängen des ersten Sommers berechneten Anpassungsgrade an Kulturbiotope für einige häufigere Arten aufgezeichnet. Die Prozentzahlen sind nicht sehr bedeutsam, da sie aus zu wenig und zu heterogenen Fängen berechnet wurden. Immerhin können sie uns annäherungsweise die wirklichen Verhältnisse zeigen. Extrem wildbiotopisch sind demnach *D. histrio*, *D. phalerata*, *D. kuntzei*, *D. tristis* und *D. testacea*, während sich *D. busckii*, *D. melanogaster* und *D. funebris* als Kulturbiotoparten erweisen.

Die Angaben von Abb. 42 als Beitrag zur Verbreitungsanalyse von Arten sind spärlich, doch können sie ergänzt werden durch subjektive Bewertung der in den Kapiteln „Verteilung nach Biotopen“ (S. 133) und „dominierende Arten“ (S. 142) enthaltenen Daten.

## 6. KULTURBIOTOPARTEN.

Im vorhergehenden Kapitel wurde der Begriff „Kulturbiotoparten“ in seiner Anwendung für *Drosophila* definiert (S. 146). Sämtliche Arten, die ich in unserem Gebiet als kulturbiotopisch erkannte, sind Kosmopoliten, die bei uns eingeschleppt wurden. Einige Beobachtungen über ihr Vorkommen in der Schweiz sollen nachfolgend wiedergegeben werden.

Eine Anzahl Fänge nahm ich in Häusern, meist mit Hilfe des Exhaustors vor. Die Fangzahlen sind in der folgenden Liste zusammengestellt.

<i>D. melanogaster</i> . . . . .	2801 Individuen
<i>D. hydei</i> . . . . .	645 »
<i>D. funebris</i> . . . . .	218 »
<i>D. busckii</i> . . . . .	197 »
<i>D. repleta</i> . . . . .	93 »

<i>D. phalerata</i> . . . . .	2	»
<i>D. subobscura</i> . . . . .	1	»
<i>D. littoralis</i> . . . . .	1	»
<i>D. helvetica</i> . . . . .	1	»
<i>D. immigrans</i> . . . . .	1	»

Als eigentliche Kulturbiotoparten unseres Gebietes können die ersten fünf der Tabelle gelten. Tiere der restlichen fünf Arten wurden in so geringen Mengen gefangen, dass angenommen werden kann, dass sie sich nur zufällig und zu einem ganz unbedeutenden Prozentsatz in Häusern aufhalten. Tab. 11 enthält eine Zusammenstellung der Fangprotokolle.

TABELLE 11.

*Fangergebnisse aus Kulturbiotopen.*

Biotop	Station	Datum	<i>D. fu-</i> <i>nebris</i>	<i>D. re-</i> <i>pleta</i>	<i>D. hy-</i> <i>dei</i>	<i>D. bus-</i> <i>ckii</i>	<i>D. me-</i> <i>lano-</i> <i>gaster</i>
Obstabfallager in Freiland	Etzgen Altenrhein Charrat	16. 6.47	—	—	548	—	110
		6. 9.47	—	—	43	—	94
		1.10.47	—	—	5	1	43
Obstladen	Zürich Sierre	26. 7.46	6	—	219	—	50
		10.10.47	2	—	1	1	28
Küchen	Liestal Salaz Baltschieder	20. 6.48	—	—	1	—	14
		1.10.47	—	69	—	—	—
		7.10.47	—	11	—	—	—
Schweine Stall	Löhningen	26. 6.47	128	—	—	—	—
Abort	Wädenswil	28. 8.47	26	2	—	—	11
Weinpressen	Salaz Provins	1.10.47	7	—	1	176	1 108
		1.10.47	—	—	—	1	26
Konfitüren- fabrik	Aigle	1.10.47	2	—	5	—	1 036
Obstlager	Wädenswil Fully	28. 8.47	1	—	18	11	85
		2.10.47	5	1	6	5	129

Analysiert man das Vorkommen einzelner Arten auf Grund von Tab. 11, so erhält man folgende Gruppierung:



In Komposthaufen . . .	<i>D. melanogaster</i> , <i>D. hydei</i>
Fruchtläden . . .	<i>D. melanogaster</i> , <i>D. hydei</i>
Küchen (Wallis) . .	<i>D. repleta</i>
Traubenpresse . . .	<i>D. melanogaster</i> , <i>D. busckii</i> und seltener <i>D. funebris</i> , <i>D. hydei</i>
Mostkeller. . . .	<i>D. funebris</i> , <i>D. hydei</i> , <i>D. busckii</i> , <i>D. melano-</i> <i>gaster</i>
Schweineställe . .	<i>D. funebris</i> , <i>D. repleta</i>
Rinderställe . . .	<i>D. funebris</i> .

Aus diesen wenigen Fängen geht hervor, dass *D. melanogaster* und *D. hydei* etwa im gleichen Kulturbiotop vorkommen, etwas seltener auch *D. busckii*. Diese drei Arten finden sich auf Obstabfällen, in Most- und Weinkellern, in Mostereien und Weinpressen; *D. funebris* stellt ähnliche Ansprüche, hält sich aber eher auf stark vergärten Stoffen auf, und hat offenbar eine Vorliebe für Essiggärung und faulende Stoffe. Wir finden diese Art auch in Aborten, Schweineställen, Küchen und Kellern. Ich fand drei *D. funebris*-Puppen in einer faulenden Kartoffel, auf einem Komposthaufen im Sihlwald, aus denen später die Imagines schlüpften. Ebenfalls entwickelte sich *D. funebris* aus Pilzen, zusammen mit *D. busckii*, *D. melanogaster* und *D. testacea*. Auch Puppen von *D. busckii* können auf Kartoffeln beobachtet werden.

## 7. HÖHENVERBREITUNG.

Die Schweiz mit ihrer Höhengliederung eignet sich besonders als Untersuchungsgebiet für Fragen der Höhenverbreitung von Arten. Meine Fänge im ganzen Gebiet der Schweiz (Abb. 43) und auf verschiedenen Höhen über Meer (tiefster Fangplatz Ponte Brolla, 257 m; höchster Schynige Platte<sup>1</sup>, 2000 m) vermitteln einen ersten Einblick in die betreffenden Verhältnisse der in der Schweiz festgestellten *Drosophila*-Arten. In einem ersten Abschnitt seien zunächst die Gebiete Mittelland, Voralpen, Alpen und Jura charakterisiert, in denen ich an mehreren Stationen vergleichbare Fangzahlen erreichte. Sie bieten für das Vorkommen von *Drosophila*-Arten verschiedene Bedingungen bezüglich Vegetation und Klima. Einige Fangprotokolle (Tab. 13) vermitteln ein Bild über die Artenbestände der betreffenden Fangplätze und sollen darüber

<sup>1</sup> Fänge ausgeführt durch Herrn Dr. Max Loosli, Belp.

hinaus als Beispiele für die Faunenverhältnisse in den berücksichtigten Gebieten gelten. Erläuternde Angaben zu den Protokollen finden sich im nachfolgenden Text.

Im Tessin sowie in den südlichen Tälern des Graubündens sammelte ich infolge schlechter Wetterverhältnisse so wenig erfolgreich, dass ich keine genügend gute Einsicht in die dortigen Faunenbestände gewann (S. 36), diese Gebiete können deshalb hier nicht besprochen werden.

In einem zweiten Abschnitt (S. 157) versuche ich, durch geeignete Verarbeitung aller vergleichbarer Fangergebnisse die relative Häufigkeit einiger Arten in den drei Gebieten Mittelland, Voralpen und Alpen zu bestimmen. Die höchsten Stationen, an denen die einzelnen Arten noch gefangen wurden, sind auf S. 158 genannt.

TABELLE 12.

## Liste der Fangplätze, zu Abb. 43.

1 Aarburg	35 Elm	69 Les Brenets
2 Aigle	36 Enge	70 Le Sépey
3 Altdorf	37 Etang de Gruyère	71 Le Solliat
4 Altenrhein	38 Ettingen	72 Leuk
5 Alvaneu-Bad	39 Etzgen	73 Liestal
6 Andermatt	40 Felix und Regula	74 Linthal
7 Arosa	41 Fetan	75 Löhningen
8 Baden	42 Ferden	76 Lostallo
9 Balerna	43 Finhaut	77 Lüen
10 Baltschieder	44 Fischenthal	78 Lungern
11 Baulmes	45 Flühli	79 Maienfeld
12 Beckenried	46 Frick	80 Marthalen
13 Belp	47 Frutt (Melchsee-)	81 Matzingen
14 Beringen	48 Galmiz	82 Merishausen
15 Berneck	49 Giswil	83 Merligen
16 Bodio/Tessin	50 Gonten	84 Mollis
17 Boltigen	51 Gurtnellen	85 Moudon
18 Borgnone	52 Grächen	86 Mulegns
19 Borgonovo	53 Gross-Höchstetten	87 Münster
20 Brienzwiler	54 Haslensee	88 Murg
21 Brusio (Poschiavo)	55 Hospental	89 Netstal
22 Buix	56 Ins	90 Noville
23 Burier	57 Jussy	91 Nussbaumen
24 Cadenazzo	58 Kernwald	92 Obersee
25 Castione	59 Knonau	93 Olten
26 Cauco	60 Langenthal	94 Orbe
27 Cazis	61 La Plaine	95 Orsières
28 Champéry	62 La Punt	96 Perroy
29 Charmey	63 La Sarraz	97 Pfynwald
30 Comprovasco	64 La Tour-de-Peilz	98 Pieterlen
31 Cottens	65 Laufen	99 Piotta
32 Davos	66 Lavorgo	100 Ponte Brolla
33 Ebnet-Kappel	67 Le Brassus	101 Poschiavo
34 Einsiedeln	68 Le Séchey	102 Putz



Die unters  
Fangplätze  
di







ABB. 43.

Die unterschiedenen Gebiete Jura, Mittelland, Voralpen und Alpen. Die Fangplätze beider Fangsommer sind durch Punkte und Nummern bezeichnet, die Ortsnamen sind aus der Liste auf S. 150-151 ersichtlich.



103	Quinten	117	Sevelen	132	Tamins
104	Reichenau	118	Seewis	133	Therwil
105	Riehen	119	Signau	134	Tiefencastel
106	Rothkreuz	120	Sihlwald	135	Vallorbe
107	Rougemont	121	Sils Maria	136	Vezia
108	Russin	122	Sion	137	Visp
109	Sallaz-s/Ollon	123	Solduno	138	Vitznau
110	Sarnen	124	Sonceboz	139	Vorauen
111	Sarvaz (Fully-Saillon)	125	St. Aubin	140	Wädenswil
112	Scherzingen	126	St. Cergue	141	Wallenstadt
113	Schiers	127	Stetten	142	Wülflingen
114	Schuls	128	St. Martin	143	Zernez
115	Schweikhof	129	St. Niklaus	144	Zollikofen
116	Schynige Platte	130	St. Sulpice	145	Zuoz
		131	Sulz	146	Zürich

a) *Charakterisierung der Höhenstufen*<sup>1</sup> *und ihrer Faunenbestände*

*Mittelland.* — Das Mittelland ist ein vom Menschen dicht besiedeltes Hügellgebiet mit intensiver Landwirtschaft (Graswirtschaft, Ackerbau und Weinbau). Der Wald (Buchenwald mit Tannen und Fichten) ist in viele kleine Parzellen aufgesplittert, grössere Waldkomplexe sind selten. Klimatisch mild sind die Gebiete des Bodensees, des Kantons Schaffhausen sowie des westlichen Mittellandes, besonders das Gelände längs des Jura von Genf bis Biel und die südexponierten Uferhänge des Genfersees. In ihnen begünstigt die höhere mittlere Jahrestemperatur die Entfaltung einer artenreicheren Vegetation, dagegen wirkt sich die grössere Regenarmut wahrscheinlich als beschränkender Faktor auf die Entwicklung von *Drosophila*-Populationen aus. In diesen relativ trockenen Gebieten (unter 100 cm jährliche Niederschlagsmenge) verzeichnete ich vielfach schlechte Fangerfolge. Höhere Artenzahlen und dichtere Populationen stellte ich in den regenreicheren Gebieten des Mittellandes fest, obwohl diese durch ein rauheres Klima gekennzeichnet sind. Um ein Bild über den wirklichen Artenbestand der trockenwarmen Gebiete zu gewinnen, sollten Fänge zur Zeit der grössten Populationsdichte von *Drosophila*-Arten erfolgen, das heisst während länger anhaltender Regenfälle oder kurz darnach.

*Zu den Fangprotokollen* (Tab. 13). — Die Fangplätze bei *P i e t e r l e n* lagen in einem Eichenmischwald der nördlichen sowie in einem

<sup>1</sup> Die Angaben über Klima und Vegetation entnehme ich aus FURRER 1942, SCHMID (Vegetationskarten der Schweiz) und BROCKMANN 1925. Herrn Dr. H. Carol, Zürich, verdanke ich die Ueberprüfung meiner Ausführungen, soweit sie die Geographie betreffen, sowie einige wertvolle Vorschläge.

Buchenwald der südlichen Talseite. Die Fänge von Merishausen (Kanton Schaffhausen) wurden in einem engen Seitental am Fuss des Randen ausgeführt. Die Angaben über den in Scherzingen festgestellten Artbestand stammen aus den Fängen von zwei Jahren. Gesammelt wurde in einem Buchenwald sowie in einer freistehenden Baumgruppe über einer Brunnenstube, wo sämtliche *D. tristis* gefunden wurden. Die Fänge in Wädenswil führte ich in den ausgedehnten Anlagen der Eidgen. Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau aus. Der Bestand an Wildbiotoparten war offenbar vermindert durch eine vorangehende, anhaltende Trockenperiode. Stetten liegt an der Reuss unterhalb Bremgarten. Ich wählte die Fangplätze in einem ausgedehnten Uferwald südlich der Ortschaft. Die auf S. 139 und 140 (Löhningen) wiedergegebenen Fangprotokolle stammen ebenfalls aus dem Gebiet des Mittellandes.

Aus diesen Beispielen sowie aus den übrigen Fängen ist ersichtlich, dass im Mittelland fast sämtliche in der Schweiz nachgewiesenen Arten vorkommen, und eine Artenzahl von 12—16 für fast alle Standorte typisch ist. In der Nähe von Siedelungen und Häusern überwiegen die Kulturgänger, in Wäldern herrschen Arten der *obscura*-Gruppe vor. Unterschiede in der Zusammensetzung der Populationen sind bedingt durch Vegetation und Klima, doch übt eine mehr oder weniger grosse Höhe über Meer keinen Einfluss aus.

FRUHSTORFER (1921) charakterisiert den zoogeographischen Bezirk, den das Mittelland darstellt, im Hinblick auf die *Orthopteren*fauna folgendermassen: „Ein zoogeographisch fast interesseloser Kreis, ohne scharfes Gepräge, ein wahres Receptaculum für triviale mitteleuropäische Arten und einem Zerfliessen der Formen höherer und tieferer Zonen...“

*Voralpen.* — Die voralpine Zone, welche vom Mittelland zum Hochalpengebiet überleitet, ist charakterisiert durch tiefeingeschnittene Täler und Höhen, die teilweise über die Waldgrenze (1800 m) reichen. An den steilen Hängen breiten sich grosse Waldkomplexe (Buchen- und Fichtenwälder) aus. Die Talsohlen sind wie im Mittelland dicht besiedelt und intensiv bewirtschaftet. Das Voralpengebiet ist regenreicher als das Mittelland, jedoch ist die Wärmesumme im Sommer niedriger als in den Alpenstationen gleicher Meereshöhe, was sich in einer tiefen Lage der Baumgrenze ausdrückt. Ausnahmen machen die Seengebiete (Wallensee, Vier-



stationen.

ALPEN		
er	Putz	D:
Hö <sup>1</sup>	1070 m	150
	102	
<i>D. niter</i>	—	
<i>D. guye</i>	2	
<i>D. busc</i>	—	
<i>D. mela</i>	2	
<i>D. simu</i>	—	
<i>D. subo</i>	13	
<i>D. obsc</i>	191	
<i>D. bifas</i>	—	
<i>D. amb</i>	2	
<i>D. trist</i>	1	
<i>D. alpi</i>	—	
<i>D. helvi</i>	10	
<i>Obscure</i>	—	
<i>Obscure</i>	—	
<i>D. tran</i>	—	
<i>D. kuni</i>	7	
<i>D. phal</i>	12	
<i>D. limb</i>	—	
<i>D. litto</i>	—	
<i>D. unin</i>	—	
<i>D. testa</i>	8	
<i>D. hist</i>	—	
<i>D. junc</i>	1	
<i>D. repl</i>	—	
<i>D. hyde</i>	—	
<i>D. imm</i>	—	
<i>D. fene</i>	—	
Artenz.	11	
Fangze <sup>2</sup>	Ende Juli 1947	Ar Ar 1

\* Obscure alle gefangenen *Dre*  
nachzubest



TABELLE 13.

Fangprotokolle von einigen Mittelland-, Voralpen-, Jura- und Alpenstationen.

Orte:	MITTELLAND					VORALPEN						ALPEN						JURA				
	Pieter- len	Meris- hausen	Scher- zingen	Wädens- wil	Stetten	Altdorf	Becken- ried	Vitz- nau	Kern- wald	Mollis	Vorauen	Balt- schie- der	Münster	Putz	Davos	Fetan	Hospen- tal	Therwil	Frick	Laufen	E. de Gruyère	Le Solliat
Höhe über Meer:	450 m	600 m	500 m	500 m	390 m	460 m	450 m	550 m	570 m	550 m	800 m	660 m	1360 m	1070 m	1560 m	1700 m	1500 m	310 m	355 m	358 m	1000 m	1100 m
Abb. 43 Nr.:	98	82	112	140	127	3	12	138	58	84	139	10	87	102	32	41	55	133	46	65	37	71
<i>D. nitens</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. guyénoti</i> . . . . .	—	—	+	—	10	2	—	23	—	20	1	6	—	2	—	—	—	23	15	—	—	—
<i>D. busckii</i> . . . . .	1	—	—	5	—	—	16	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. melanogaster</i> . . . . .	27	3	+	484	10	80	241	1	—	17	3	362	—	2	—	1	—	308	126	31	—	3
<i>D. simulans</i> . . . . .	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. subobscura</i> . . . . .	+	41	+	161	77	102	+	154	173	41	15	386	252	13	65	27	22	249	84	23	2	+
<i>D. obscuroides</i> . . . . .	+	223	+	78	66	48	+	224	151	39	137	45	65	191	69	5	33	16	104	12	11	+
<i>D. bifasciata</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	—	131	—	—	—	—	—	2	—	—	—	+
<i>D. ambigua</i> . . . . .	+	7	+	15	—	34	—	—	—	16	1	1	—	2	—	—	9	16	9	—	—	+
<i>D. tristis</i> . . . . .	—	3	+	3	1	3	+	18	2	4	2	17	—	1	—	—	—	4	4	—	—	+
<i>D. alpina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	2	—	—	—	37	86	—	—	—	—	—	51
<i>D. helvetica</i> . . . . .	29	6	+	43	15	23	—	237	25	80	—	—	—	10	—	—	—	23	5	5	—	2
<i>Obscura-X</i> . . . . .	—	—	+	1	4	—	—	—	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—
<i>Obscura-Gruppe</i> * . . . . .	956	—	—	—	—	—	101	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	566
<i>D. transversa</i> . . . . .	—	3	+	1	3	1	1	—	—	—	6	4	3	—	—	—	—	1	3	1	10	—
<i>D. kuntzei</i> . . . . .	14	10	+	—	48	6	—	9	3	8	1	—	—	7	—	—	—	19	51	10	—	—
<i>D. phalerata</i> . . . . .	9	19	+	1	35	17	1	32	4	1	34	43	—	12	1	—	4	28	36	25	13	3
<i>D. limbata</i> . . . . .	—	2	+	—	—	10	1	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—
<i>D. litoralis</i> . . . . .	—	—	+	51	65	41	968	71	14	2	1	—	—	—	—	—	—	6	35	—	1	—
<i>D. unimaculata</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	39	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—
<i>D. testacea</i> . . . . .	1	18	—	4	7	18	—	5	1	3	2	82	1	8	—	3	—	19	21	33	75	—
<i>D. histrio</i> . . . . .	2	—	—	—	—	1	1	10	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	35	70	—
<i>D. funebris</i> . . . . .	10	24	+	1	—	354	—	16	2	16	15	31	7	1	7	—	13	17	13	—	—	14
<i>D. repleta</i> . . . . .	—	—	—	2	—	4	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. hydei</i> . . . . .	1	—	+	108	18	9	356	1	1	5	—	5	—	—	—	—	—	29	15	2	—	—
<i>D. immigrans</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>D. fenestrarum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Artenzahl . . . . .	12	12	15	16	13	18	12	13	12	15	15	16	5	11	5	5	5	18	16	12	7	10
Fangzeit . . . . .	Sommer 1946	Ende Juni 1947	1946 und 1947	27.—30. August 1947	3.—5. Juni 1947	3.—6. Juli 1946	Ende Juli 1946	Mitte Juni 1947	10. Juni 1947	Ende Juli 1947	Ende Juli 1947	Mai und Sept. 1947	Ende Mai 1947	Ende Juli 1947	Anfang August 1947	Anfang August 1947	Anfang Juli 1947	18.—19. Juni 1947	Ende Juni 1947	9.—11. Sept. 1947	17.—18. Sept. 1947	Sommer 1946

\* *Obscura-Gruppe*: umschliesst die 5 Arten *D. obscuroides*, *D. tristis*, *D. bifasciata*, *D. ambigua* und *D. subobscura*, die ich im ersten Sommer (1946) nicht unterscheiden konnte. Da ich alle gefangenen *Drosophila*-Exemplare in Alkohol konservierte, war es mir später möglich, die Arten der Gruppe nachzubestimmen. + in der Kolonne bedeutet, dass die betreffende Art nachträglich als vorkommend im konservierten Material bestimmt wurde.





waldstättersee, Brienzer- und Thunersee) mit höheren Jahrestemperaturen und geringeren Wärmeschwankungen sowie die längeren Quertäler, die tief ins Alpengebiet hineinreichen und Abzugsgebiete für den warmen Fallwind, den Föhn, sind.

*Zu den Protokollen* (Tab. 13). — In Altdorf (Kanton Uri) sammelte ich in der Nähe von grossen Nahrungsmittel-Lagerhäusern sowie auf der linken Talseite in der Nähe eines Steinbruchs, in einem lockeren Wäldchen von Nussbäumen (*Juglans regia*), Feldahorn (*Acer campestre*) und Buchen (*Fagus*). In Beckenried wurde während zweier Wochen fast täglich gesammelt. Der Ort liegt gegenüber Gersau, am südlichen Ufer des Vierwaldstättersees. Bei Vitznau wählte ich Kübelstandorte in einem Buchenwald, ca. 100 m über dem Seespiegel, oberhalb der Ortschaft. Der Kernwald liegt nördlich Siebeneich bei Kerns und ist ein Buchenwald mit Fichten und Eichen. Den Fangort oberhalb Mollis wählte ich an einem nach Nordwesten exponierten Hang des linken Wallenseeufers, in einem Buchenwald mit Birkenbeständen (*Fagus*, *Betula*). Vorauen liegt am oberen Ende des Klöntalersees im Kanton Glarus. Die Fänge fanden in einem Buchenwald und bei Bächen statt, deren Ufer mit Eschen (*Fraxinus excelsior*), Birken (*Betula*) und Erlen (*Alnus*) besetzt sind.

Im Voralpengebiet sammelte ich fast ausschliesslich an klimatisch begünstigten Orten der Seen und der Föhntäler und meistens in niederen Lagen von 400 bis 600 m. Ich beobachtete Artenzahlen von 12 bis 18 pro Standort, also gleiche oder höhere als im Mittelland. Die grössere jährliche Regenmenge, die höhere Luftfeuchtigkeit sowie die ausgeglichenen und relativ hohen Temperaturen begünstigen offenbar die Entwicklung dichterere *Drosophila*-Populationen. Die Vegetation ist zudem üppiger als im Mittelland und die Wälder sind urwüchsiger, so dass das Substratangebot reicher ausfällt.

*Alpen.* — Die Alpen sind eine breite Hochgebirgszone, mit Erhebungen über 4000 m und Talsohlen von 300—1800 m über Meer. Das Gebiet ist topographisch, klimatisch und bezüglich Vegetation äusserst vielgestaltig. An den Talhängen liegen verschiedene Kultur- und Vegetationstypen übereinander, zu unterst Obstwiesen und Weinberge (Wallis), darüber Buchen-, Fichten-, Lärchen- und Arvengürtel. Windverhältnisse, Hang- oder Tallage

mit Unterschieden in Niederschlagsmenge, Kaltluftbewegung und Sonnenstrahlung machen die einzelnen Standorte weiterhin unvergleichbar. Der einzige Faktor, der deshalb innerhalb des Alpengebiets für eine ökologische Analyse im Rahmen dieses Kapitels diskutierbar bleibt, ist die Höhenlage.

*Zu den Protokollen.* — *Baltschieder* ist ein kleiner Weiler im Wallis auf der Höhe von Visp, aber auf der linken Seite der breiten Talsohle gelegen. Der Ort liegt hinter dichten Baumgruppen von Pappeln (*Populus nigra*), Weiden (*Salix*), Erlen (*Alnus*) und Buchen (*Fagus*) versteckt. *Münster* liegt im oberen Teil des Walliser Haupttals. Ich sammelte bei Birken- und Erlengruppen inmitten von Wiesen. *Putz* liegt auf der rechten Talseite des Prättigaus oberhalb Küblis. Ich sammelte in einem Fichtenwald mit Buchen und Hasel (*Corylus Avellana*). In *Davos* sammelte ich in einem Fichtenwald. Die Fänge bei *Fetan* wurden in einem ca. 1800 m hoch gelegenen Lärchenwald (*Larix europaea*) ausgeführt. *Hospental* liegt in einem waldarmen Hochtal; die Fänge stammen aus einem Fichtenwald. Der hohe Anteil von *D. funebris* ist durch die Nähe eines Schweinestalls zu erklären.

Mit zunehmender Höhe nimmt die Zahl der Tierarten ab, auch wenn in höheren Lagen borealalpine Faunenelemente (*D. alpina* ?) hinzutreten (DAHL 1924). Diese Änderung hat wohl ihren Grund in einem Kürzerwerden der Sommer-Vegetationsperiode<sup>1</sup> und der Abnahme der Wärmesumme mit zunehmender Höhe. Weiter können die Klimabedingungen für *Drosophila*-Arten im Alpengebiet im Allgemeinen ungünstig sein. In den grossen inneralpinen Tälern, in denen ich sammelte, herrscht der kontinentale Klimacharakter mit relativer Regenarmut, Lufttrockenheit und grossen täglichen und jährlichen Wärmeschwankungen vor. Mit zunehmender Höhe machen sich ozeanische Einflüsse geltend, doch in Talagen erst in solchen Höhen, in denen die mittlere Jahrestemperatur gering, die Vegetation verarmt und die Vegetationsperiode kurz sind.

<sup>1</sup> Nach GENSLER (1945) beträgt die Anzahl Vegetationstage („Tage, deren Mitteltemperatur im Frühling über 7,5°, im Herbst über 5° beträgt“) im Mittelland 200—220, in Alpenstationen dagegen bedeutend weniger, nämlich zum Beispiel in Sils Maria 120, Hospental 130, Münster 149 und Fetan 150. Altdorf besitzt mit 226 Tagen eine gleich lange Vegetationszeit wie Sion (226) und Basel (227).

*Jura.* — Der Jura erstreckt sich als Faltengebirge längs der nordwestlichen Grenze der Schweiz von der Gegend westlich Genf bis ins Gebiet der Lägern. Besonders auf den langen Faltenrücken des südwestlichen Jura ist der ozeanische Klimacharakter stark ausgeprägt. Bekannt ist der Niederschlagsreichtum des Mont Risoux (Vallée de Joux) sowie der auf dem Bergrücken sich ausdehnende, urwüchsige Fichtenwald. In den Tälern staut sich die Kaltluft; die Vegetation der Hochmoore zeigt arktischen Charakter. Gegen Nordosten nimmt der Regenreichtum ab, und in der Gegend von Basel, am südlichen Ende der oberrheinischen Tiefebene, herrscht im Schutz des Schwarzwaldes und der Vogesen ein milderes Klima als im Mittelland. An den Hängen der östlichsten Ketten, die den Jura gegen das Mittelland abgrenzen, sinkt die Regenmenge ebenfalls. Längs dieser Hänge erstrecken sich in den unteren Lagen Rebenkulturen, in höheren Lagen riesige Buchenwälder (*Fagus*) mit Weisstannen (*Abies alba*), Fichten (*Picea excelsa*), Eichen (*Quercus*) und Föhren (*Pinus silvestris*).

*Zu den Protokollen:* Therwil liegt in der Nähe von Basel, in einem reichen Obstbaugebiet, und geniesst das milde Klima der ober-rheinischen Tiefebene. Die Fänge fanden zur Zeit der Kirschernte statt. Fric k liegt im Tafeljura (Baselland); ich sammelte in einem Eschengehölz längs eines Baches. Südwestlich L a u f e n , im Birstal, sammelte ich am Birsufer sowie in einem Buchenwald mit Fichten und am Waldrand in einer dichten Vegetation von Buchen, Eschen, Weiden, Hornstrauch und Waldrebe (*Clematis Vitalba*). Der E t a n g d e Gruyère liegt als kleiner See inmitten eines Hochmoores, zwischen Tramelan und Saignelégier. Ich sammelte auf einer Pferdeweide bei einzelstehenden Fichten sowie in einem Fichtenwald mit Föhren, Buchen, Birken und einer dichten Bodenbedeckung aus *Erica*, *Calluna* und *Vaccinium*. Die Fänge oberhalb Le Solliat (Vallée de Joux) im ausgedehnten Fichtenwald des Mont Risoux sowie am Waldrand wurden 1946 während des ganzen Sommers ausgeführt<sup>1</sup>. Ein weiteres Fangprotokoll aus dem Gebiet des Jura ist auf S. 140 (Sonceboz) wiedergegeben.

Der Jura ist bezüglich *Drosophila*-Fauna eines der interessantesten Gebiete der Schweiz. Am nördlichen Jurafuss, bei Basel, ist ein Artenreichtum angesammelt, wie er nur noch in klimatisch begünstigten

<sup>1</sup> Sämtliche Fänge verdanke ich der freundlichen Mitarbeit von Herrn Dr. Sam. Aubert, Le Solliat.



Wärmeinseln innerhalb der Voralpenzone angetroffen wird, und in den grossen Buchen-, Tannen- und Fichtenwäldern der Juraketten, die in ihrer Ursprünglichkeit weitgehend erhalten sind, können sich dichte Populationen von *Drosophila* entfalten, deren Zusammensetzung durch meine spärlichen Fänge noch keineswegs er-

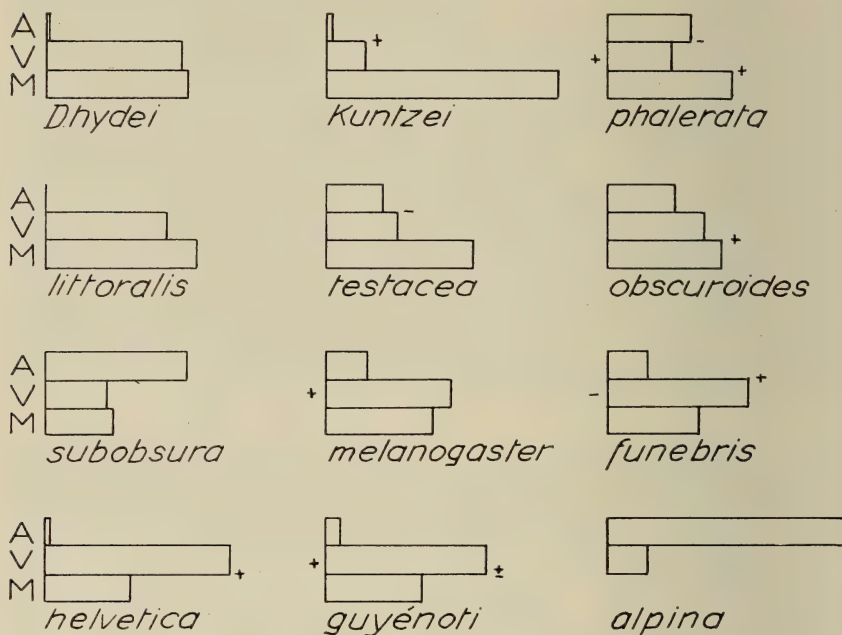


ABB. 44.

Verteilung einiger Arten über die drei geographischen Gebiete Mittelland (M), Voralpen (V) und Alpen (A). Die Säulen stellen die durchschnittliche Anzahl von Individuen dar, die in sämtlichen Plätzen des betreffenden Biotops gefangen wurden.

+ zwischen zwei Säulen = Unterschied statistisch gesichert, — = nicht gesichert, ± = schwache Sicherung.

schlossen ist. In bestimmten Hanglagen werden *Drosophila*-Arten günstigste Feuchtigkeits- und Temperaturbedingungen finden. Interessant ist das Auftreten von *D. alpina* in den Fängen vom Mont Risoux, weiter die aussergewöhnliche Dichte der *D. testacea*- und *D. histrio*-Populationen im Buchenwald unterhalb Sonceboz (S. 140), sowie ihr reichliches Vorkommen auf einer Höhe von 1000 m (Etang de Gruyère).



b) *Relative Häufigkeit der einzelnen Arten in  
Mittelland, Voralpen und Alpen.*

Die Diagramme in Abb. 44, die in gleicher Weise wie diejenigen der verschiedenen Biotope berechnet wurden, zeigen uns die relative Häufigkeit einiger Arten in den drei Regionen Mittelland, Voralpen und Alpen. Bei der Bewertung der Angaben muss berücksichtigt werden, dass Mittelland und Voralpen bezüglich Höhe zusammenzufassen wären, da ich in den Voralpen fast nur in tieferen Lagen sammelte. Dagegen bieten die beiden Bezirke in Bezug auf Klima und Vegetation verschiedene Bedingungen (S. 151). Auch im Alpengebiet liegen einige wenige Stationen auf geringer Höhe (Baltschieder, 660 m).

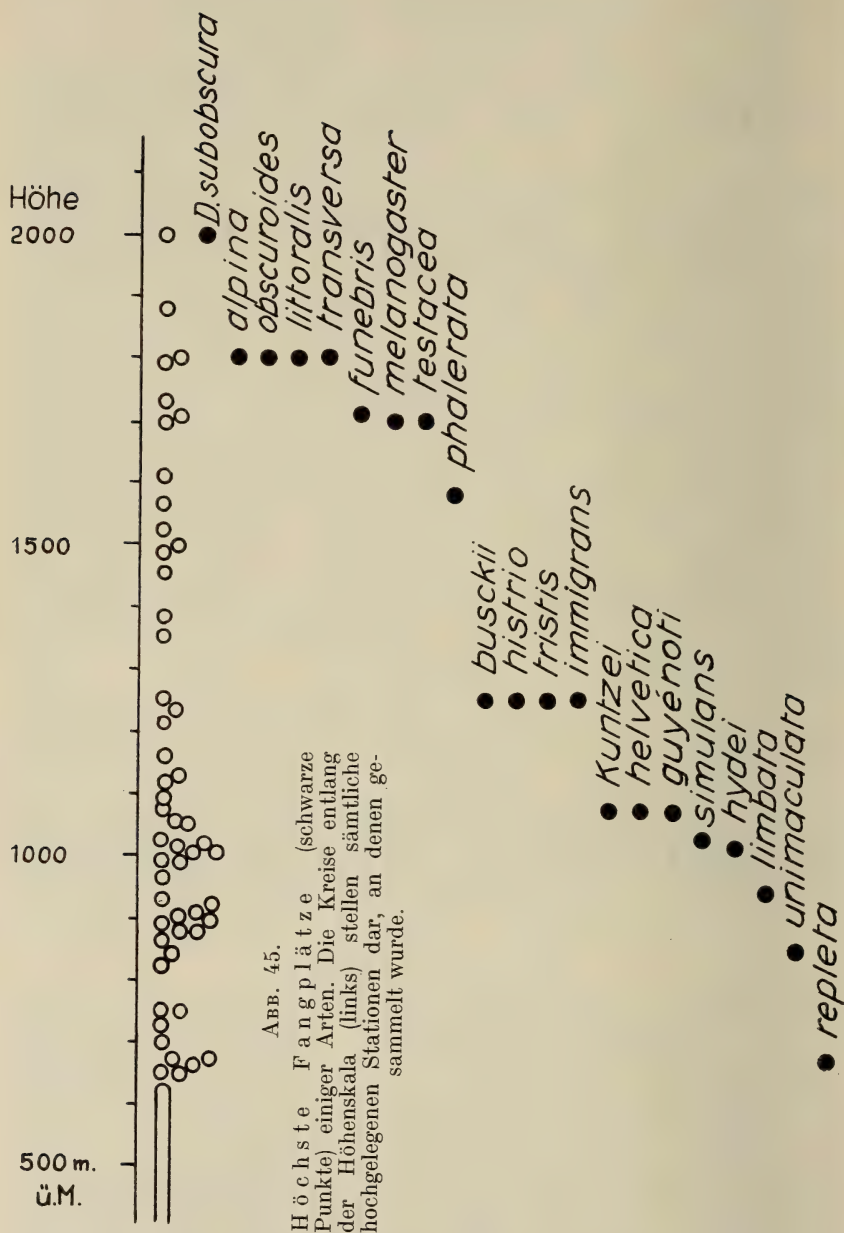
Es lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: Mittellandarten und Voralpen-Arten, entsprechend dem häufigsten Vorkommen im Mittelland beziehungsweise Voralpen. Nach den Diagrammen zu schliessen, sind *D. kuntzei*, *D. phalerata*, *D. testacea*, *D. obscuroides* Mittellandarten, während *D. helvetica* als Voralpenart anzusprechen ist. Für *D. melanogaster* ist der Unterschied zwischen den Werten für Mittelland und Voralpen offensichtlich nicht gesichert, die Prüfung wurde demnach unterlassen.

Obwohl die zwei sehr nah verwandten Arten *D. kuntzei* und *D. phalerata* beide als Mittellandarten anzusprechen sind, zeigen sie doch verschiedene Diagramme: *D. kuntzei* tritt in den Regionen Voralpen und Alpen stark zurück, während *D. phalerata* dort noch relativ häufig vorkommt. Aus Abb. 45 ist zudem ersichtlich, dass *D. phalerata* in weit höheren Lagen als *D. kuntzei* gefangen wurde.

c) *Höchste Fangplätze.*

Die höchsten Plätze, an denen die einzelnen Arten noch gefangen wurden, sind in Abb. 45 durch Punkte eingezeichnet. Die Kreise entlang der Höhenskala gelten für Fangplätze und geben deren Höhe über Meer an.

Auf einem Fangplatz auf 2000 m. ü. M. (Schynige Platte) wurde nur noch *D. subobscura* gefangen (1946). Leider war die Fangzahl zu gering, als dass aus diesem Einzelfall geschlossen werden könnte, dass auf 2000 m Höhe lediglich noch *D. subobscura*



vorkommen kann, doch ist dieses Ergebniss immerhin bezeichnend für das häufige Auftreten dieser Art in höheren Lagen.

Interessant ist der Fund von *D. melanogaster* auf 1700—1800 m in einem Lärchenwald (ein Individuum bei einer Waldwiese „Leistoplan“ oberhalb des hochalpinen Töchterinstituts von Fetan. Wir brauchen nicht anzunehmen, dass eine *D. melanogaster*-Population in dem Wald existierte, vielmehr können einzelne Tiere vom grossen Gebäude des Töchterinstituts aus migriert sein. Immerhin scheint, dass sich die Art bei fast jedem Klima überall einbürgern kann, sofern sie das geeignete Entwicklungssubstrat vorfindet. Ich beobachtete Ende Oktober 1949 schlüpfende Imagines und Larven auf eingemachtem Obst, in einem gut durchlüfteten, mit offenen Fenstern versehenen Keller, bei einer Aussen-temperatur von 2—4° C.

Wahrscheinlich werden die im allgemeinen schattenliebenden *Drosophila*-Arten nicht oberhalb der Waldgrenze Populationen bilden können. Die höchstgelegenen Fangplätze von *D. transversa*, *D. obscuroides*, *D. littoralis* und *D. alpina* liegen in der Waldgrenze. Aktiv migrierende oder passiv verfrachtete Individuen mögen auch höhere Lagen erreichen und da und dort bei günstigen Bedingungen isolierte Populationen verursachen. *D. subobscura* wurde auf der Schynigen Platte in der Nähe eines Berghotels gefangen, welches für die mehr oder weniger domestizierte Art (S. 145) eine Insel in einem sonst unzugänglichen Biotop bedeuten mag.

Die Möglichkeit bleibt bestehen, dass sich das Verbreitungsgebiet von Wildarten auch über die Waldgrenze hinaus erstreckt. Meine spärlichen Fänge in höheren Lagen geben hierüber keinen Aufschluss. *D. montana* wird in 10.000 feet (ca. 3.000 m) Höhe noch angetroffen (PATTERSON 1943). Wüstenarten (*D. aldrichi*, *D. mulleri*, etc.) leben ebenfalls in Wildbiotopen ausserhalb von Gehölzen.

#### d) Diskussion.

Reichste Fänge, die auf dichte Populationen und grossen Artenbestand schliessen lassen, gelangen in Wärmeinseln des Voralpengebiets (Vitznau, Altdorf, Maienfeld, Quinten, Merlingen) sowie im klimatisch begünstigten Gebiet von Basel (Therwil, Ettingen, Riehen). Ebenfalls im Jura mit seinem ozeanischen Klima und den

ausgedehnten Wäldern finden wir auf bedeutenden Höhen noch einen grossen Artenreichtum. Dagegen besitzt das Mittelland mit seinem teils rauhen, teils trockenwarmen Klima und den stark reduzierten und kultivierten Wäldern in vielen Stationen eine ärmere *Drosophila*-Fauna, als es der relativ geringen Höhe über Meer entsprechen würde. Auf der Höhenstufe unterhalb 1000 m scheint demnach eine Höhendifferenz von 200 bis 500 m bedeutungslos zu sein, sofern die Klima- und Vegetationsbedingungen für die Entwicklung von *Drosophila* optimal bleiben. Lange Vegetationsperioden (über 200 Tage), reiche Niederschlagsmenge, hohe Luftfeuchtigkeit, ausgeglichene Temperatur während des Jahres sowie eine reiche Vegetation scheinen die ökologischen Faktoren zu sein, von deren Zusammenspiel das Gedeihen der meisten bei uns nachgewiesenen *Drosophila*-Arten abhängt.

Das kontinentale Klima der grossen, inneralpinen Täler zeigt Züge, die für die Entwicklung reicher *Drosophila*-Populationen ungünstig sind. Wie die einzelnen Arten verschieden auf die verschlechterten Bedingungen in höheren Lagen reagieren, zeigt sich in einer Differenzierung ihrer relativen Häufigkeit mit ansteigender Höhe (S. 157) und weiter in grossen Unterschieden in höchsten Höhen, in welchen sie noch festgestellt wurden (Abb. 45). Interessant ist der Umstand, dass eine Art, *D. alpina*, fast ausschliesslich in hochgelegenen Stationen gefangen wurde und sich ihre relative Häufigkeit mit zunehmender Höhe vergrössert (BURLA, 1948).

Wie sehr auch innerhalb der Alpen Einflüsse des Lokalklimas und der Lokalvegetation die Populationen beeinflussen, zeigt sich bei einem Vergleich der Fänge von Visp und Baltschieder, die anfangs Juni 1947 an gleichen Tagen und mit der gleichen Methode und Kübelmenge ausgeführt wurden. In Visp stellte ich 7 Arten fest, in Baltschieder 12. Die beiden Orte liegen einander auf den beiden Talseiten des oberen Mittelwallis gegenüber. In der relativ kümmerlich entwickelten Vegetation bei Visp kommt die Trockenheit des Walliser Klimas deutlich zum Ausdruck, während der Weiler Baltschieder von Sumpfland umgeben ist und hinter Bäumen und Hecken versteckt liegt.



## 8. BIOTOPWAHL UND ÖKOLOGISCHE VALENZ.

Während der Fangtätigkeit beobachtet man, dass die *Drosophila*-Individuen nicht uniform über das Gelände verteilt sind. Grösste Fänge gelingen in Wäldern und Waldrändern, Hecken, Büschen und in der Nähe schattenspendender, freistehender Bäume. Offenbar wirkt bei den Tieren tagsüber und unter natürlichen Bedingungen ein negativer Phototropismus, und nur eine ganz bestimmte Lichthelle löst die Flugaktivität aus (S. 30). Diese optimale Helle mag auch tagsüber im Schatten von Gehölzen herrschen, und *Drosophila*-Individuen konzentrieren sich in solchen für sie günstigen Stellen im Gelände. ELTON (1930, aus MAYR, 1942) nannte die „unfehlbare Genauigkeit, mit welcher Tiere die richtige ökologische Nische finden, an welche ihre Art angepasst ist“ die B i o t o p w a h l („habitat selection“). Sicher wirken noch andere Faktoren, wie relative Feuchtigkeit, Futterangebot und Temperatur beim Biotopwahl-Vorgang mit. Über Fallobst sammeln sich oft riesige Mengen von Individuen. *D. unimaculata* zeigte sich bei Vorauen, einer Fangstation im Kanton Glarus, als auf eine einzige Schlucht lokalisiert (S. 111). Für *D. helvetica* wies ich eine ausgesprochene Lokalisierung im Biotop „Waldrand“ nach (S. 139) und machte während meiner Fangtätigkeit über andere Arten ähnliche Beobachtungen, wie sie zum Teil in den Kapiteln auf S. 133 und 142 wiedergegeben sind. Selbst ausgesprochene Kulturgänger und Kosmopoliten zeigen ein differenziertes Verteilungsschema (S. 147).

Durch Migrationsexperimente stellte DOBZHANSKY (1944, 1947, 1950) fest, dass sich *Drosophila*-Arten durch zufällige, richtungslose Ortsveränderung, wie sie für die Brownsche Bewegung charakteristisch ist, aktiv ausbreiten und keinen „Heimatsinn“ („homing instinct“) besitzen. Diese Ausbreitungsweise wurde aber nur in uniformem Gelände beobachtet. In einem nicht einheitlichen Gelände, mit Plätzen reichen Futterangebots und ökologischen Barrieren (weite, baumfreie Wiesen) mag das oben erwähnte Biotopwahlvermögen mit der ungerichteten Migrationsbewegung interferieren und eine n i c h t - u n i f o r m e V e r t e i l u n g der Individuen bewirken.

DOBZHANSKY und WRIGHT (1947) berechneten für *D. pseudo-obscura* auf Grund der Migrationsexperimente eine Dispersionsrate, die 5—10 mal grösser ist als die von *D. willistoni* (BURLA et al., 1950). Ebenfalls mögen verschiedene Arten verschieden stark an den von ihnen „gewählten“ Biotop gebunden sein. Die beiden Kräfte Migration und Biotopwahl variieren demnach, wahrscheinlich unabhängig voneinander, von Art zu Art, und führen zu einem für jede Art verschiedenen Verteilungsschema über die einzelnen besetzbaren Biotope.

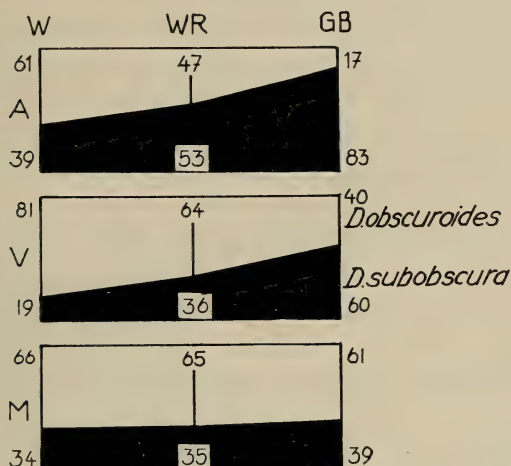
Mit diesen Überlegungen über die Kräfte, die die differenzierte Verteilung der Arten über das Gelände beeinflussen, ist noch nichts gesagt über den Mechanismus, der die Individuen einer Art befähigt, sich in bestimmten Biotopen aufzuhalten und darin in Konkurrenz mit andern Arten ihre Populationen aufzubauen. Die enge Beziehung, die zwischen Umwelt und Genotyp aufgedeckt wurde (S. 128), lässt keinen Zweifel darüber aufkommen, dass dieser Mechanismus ein genetischer ist. Die genetisch bedingte, ökologische Valenz einer Art bestimmt nicht nur ihre Verteilung über die Biotope, sondern auch ihre Fähigkeit, sich in neuen geographischen Bezirken zu erhalten, die sie durch Migration oder passive Verschleppung erreicht. Biotopwahl, Höhen- und geographische Verbreitung sind letzthin genetische Phänomene und populationsgenetisch analysierbar.

Trotzdem so grosse Unterschiede in der Verteilung über die Biotope von Art zu Art bestehen, dass eine Klassifikation möglich ist, wie sie auf S. 138 unternommen wurde, erweisen sich alle Arten als eurytop.

Unter eurytopen Arten verstehen wir (HESSE, 1924) solche, welche in verschiedenartigen Biotopen die ihnen zusagenden Lebensbedingungen antreffen und sich darin erhalten. Solche Arten sind notwendigerweise euryök, das heisst sie haben eine grosse ökologische Valenz, wobei unter ökologischer Valenz die Spielraum-Weite der Lebensbedingungen verstanden wird, innerhalb derer eine Tierart zu gedeihen vermag. Die Gegensätze zu euryök und eurytop sind stenök und stenotop.

Alle in der Schweiz nachgewiesenen *Drosophila*-Arten haben wahrscheinlich eine grosse Toleranz gegen Klimaschwankungen und alle sind mehr oder weniger polyphag. Eine Einteilung in stenotope und eurytope Arten ist

demnach nicht möglich, doch bestehen graduelle Unterschiede. Aus der mexikanischen *Drosophila*-Fauna ist bekannt, dass eine Gruppe von Tieflandarten in ihrer natürlichen Verbreitung an das Vorkommen von bestimmten Wüstenpflanzen gebunden sind (PATTERSON, 1943). Ausgesprochen eurytope Arten sind in unserem Gebiet *D. subobscura*, in den U.S.A. zum Beispiel *D. hydei* (SPENCER, 1940). Zwischen solchen Extremen ökologischer Valenz bewegen



ÄBB. 46.

Verhältnisse der Fangzahlen (in Prozenten) von *D. subobscura* zu denen von *D. obscuroides* in den drei Biotopen „Wald“ (W), „Waldrand“ (WR) und „freistehende Gehölze“ (GB), gesondert dargestellt für die drei geographischen Gebiete Mittelland (M), Voralpen (V) und Alpen (A).

sich die Werte der übrigen *Drosophila*-Arten, und es hängt lediglich ab von der Präzision der ökologischen Beobachtung, für einzelne Arten die sie charakterisierenden Werte zu finden.

Als Beispiel für graduelle Unterschiede in der ökologischen Valenz soll die unterschiedliche Verteilung über die Biotope und Höhenlagen der beiden Arten *D. obscuroides* und *D. subobscura* erwähnt werden.

Die zwei der gleichen Gruppe angehörenden und morphologisch nicht sehr leicht unterscheidbaren Arten *D. subobscura* und *D. obscuroides* zeigen in ihrer Verteilung nach Höhenlage und Biotopen einige bedeutsame Unterschiede, welche in Abb. 46 graphisch dargestellt sind. Die Diagramme zeigen das Verhältnis



der beiden Arten zueinander in den drei Regionen Mittelland, Vor-alpen und Alpen und in den drei Wildbiotopen Wald, Waldrand und freistehende Gehölze.

In allen drei Regionen, aber besonders deutlich in den Alpen, sehen wir ein Ansteigen der Frequenz von *D. subobscura* von W zu GB, das heisst vom Waldinnern zum Freiland. Weiterhin steigt die Frequenz von *D. subobscura* mit zunehmender Höhe über Meer, im Diagramm besonders deutlich im Biotop GB.

Das bedeutet offensichtlich, dass *D. subobscura* ökologisch weniger beschränkt ist als *D. obscuroides*. *D. subobscura* ist wahrscheinlich die eurypökste Art unseres Gebiets, sie kommt nicht nur im Mittelland wie hoch in den Alpen (S. 157), sondern auch in den so stark verschiedenen Biotopen W und O häufig vor (S. 137).

GORDON (1944) stellte einen grossen Inversionsreichtum bei *D. subobscura* und eine nahezu obligatorische, strukturelle Heterozygotie fest und die Frage drängt sich auf, ob dieser strukturelle Polymorphismus einen genetischen Adaptationsmechanismus darstellt, der der Art ihre grosse ökologische Valenz verleiht.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. In Fängen, die während zweier Jahre (1946 und 1947) im ganzen Gebiet der Schweiz an insgesamt 146 Stationen durchgeführt wurden, konnten 25 beschriebene Arten festgestellt werden. Für den Fang fanden im ersten Jahr kleine Flaschen (nach STURTEVANT), im zweiten Jahr Kübel (nach PATTERSON) Verwendung, in die ein Köder aus Standardfutter oder gärenden Früchten eingefüllt war. Das Gesamtergebnis der in den beiden Jahren gefangenen *Drosophila*-Individuen beläuft sich auf 43 177.

2. Von den 27 nachgewiesenen Arten sind 7 in ihrer Verbreitung kosmopolitisch, 2 holarktisch und die übrigen paläarktisch.

3. Die Hälfte der Arten, die von DUDA im paläarktischen Gebiet verzeichnet wurden, kommen auch in der Schweiz vor.

4. Von Arten, die im mediterranen Gebiet stärkere Ausbreitung fanden, wurden 3 im nördlichen Teil der Schweiz als selten



(*D. simulans* und *D. nitens*) oder sporadisch auftauchend (*D. immigrans*) gefunden.

5. Von den Artgruppen, die STURTEVANT unterscheidet, weisen nur zwei in der Schweiz eine grössere Artenzahl auf: die *obscura*-Gruppe umfasst 8 (7 beschriebene und 1 unbeschriebene), die *quinaria*-Gruppe 4 Arten. Neun andere Gruppen sind in der Schweiz durch eine oder zwei Arten vertreten.

6. Die *Drosophila*-Fauna der Schweiz ist charakterisiert durch ein Dominieren von Arten der *obscura*-Gruppe in Wildbiotopen. *D. subobscura* und *D. obscuroides* sind die häufigsten Wildbiotoparten der Schweiz.

7. Je nach Zuchtschwierigkeit fordert die Aufzucht der einzelnen Arten verschiedene Methoden. Es werden drei Methoden beschrieben und Notizen über Zuchtversuche gegeben.

8. 28 Arten werden nach dem Muster der Artdiagnose STURTEVANTS beschrieben und in ihrer Verbreitung und Ökologie, soweit bekannt, charakterisiert.

9. Die einzelnen Arten kommen in den fünf unterschiedenen Biotopen „Wald“, „Waldrand“, „Freistehende Gehölze“, „Obstwiesen“ und „Hausnähe“ mit verschiedener Häufigkeit vor. Gemäss ihrer Verteilung über die Biotope werden die Arten klassifiziert als Kulturbiotop-Arten und Wildbiotop-Arten.

10. Einen weiteren Aufschluss über die Biotopwahl erhalten wir, wenn wir untersuchen, in welchen Biotopen häufige Arten am ehesten dominieren. *D. obscuroides* dominiert vor allem im Wald und fast nur in Wildbiotopen, *D. subobscura* erweist sich als ökologisch plastischer, indem die Art in Wild- und Kulturbiotopen zu dominieren vermag.

11. *D. histrio*, *D. phalerata*, *D. kuntzei*, *D. tristis* und *D. testacea* zeigen einen extrem niedrigen Anpassungsgrad an Kulturbiotope, *D. busckii*, *D. melanogaster* und *D. funebris* einen extrem hohen.

12. Kulturgänger sind innerhalb der Kulturbiotope ökologisch spezialisiert.

13. Für einzelne Arten wurde eine differenzierte Höhenverbreitung festgestellt. Es können Alpen- und Tieflandformen unter-

schieden werden. *D. alpina* ist eine ausgesprochene Hochlandform. *D. subobscura* wurde in den höchsten Fangplätzen angetroffen.

Die ökologischen Faktoren, die die Höhenverbreitung bedingen, werden diskutiert. Im Jura und in Wärmeinseln der Voralpen erlauben Klima- und Vegetationsbedingungen auch in höheren Lagen die Entwicklung dichter und artenreicher *Drosophilapopulationen*.

14. Die Faktoren, die die Verteilung über die Biotope beeinflussen, sind Biotopwahl und ungerichtete, zufallsmässige Ortveränderung. Die ökologische Valenz einer Art bestimmt ihre Fähigkeit, sich in verschiedenen Biotopen zu erhalten. Innerhalb der schweizerischen *Drosophila*-Fauna zeigt *D. subobscura* die grösste ökologische Valenz.

#### TABELLENANHANG

TABELLE 14.

##### Fangstationen 1946.

M = Mittelland  
V = Voralpen

A = Alpen  
J = Jura

T = Tessin

Von höheren Stationen der Alpen, Voralpen und des Juras ist die Höhe über Meer angegeben.

Station	Höhe ü. M.	Region	Fänge	Individuen	Arten
Zürich . . . . .	—	—	2	416	5
Wülflingen . . . . .	—	—	4	587	7
Gr.-Höchstetten . . . . .	—	—	4	374	8
Buix . . . . .	—	J	2	956	7
Le Solliat . . . . .	1060	J	4	639	10
Zuoz . . . . .	1710	A	4	30	5
Baulmes . . . . .	659	J	4	110	9
Perroy . . . . .	—	M	3	25	3
La Sarraz . . . . .	—	M	4	349	4
La Plaine . . . . .	—	J	4	60	9
La Tour-de-Peilz . . . . .	—	M	4	634	6
Finhaut . . . . .	1237	A	4	78	3
Le Sépey . . . . .	978	A	4	122	6
Russin . . . . .	—	M	3	176	6
Leuk . . . . .	—	A	2	40	3
Lüen . . . . .	1004	A	3	146	7

Station	Höhe ü. M.	Region	Fänge	Indivi- duen	Arten
Merligen . . . . .	—	V	3	26	6
Gonten . . . . .	906	V	3	193	8
Sevelen . . . . .	—	V	4	290	7
Wädenswil . . . . .	—	M	3	299	14
Galmiz . . . . .	—	M	4	363	11
Brienzwiler . . . . .	—	V	4	158	7
Zollikofen . . . . .	—	M	4	146	11
Orsières . . . . .	880	A	3	25	2
Grächen . . . . .	1617	A	2	7	2
Moudon . . . . .	—	M	3	86	5
Ambri . . . . .	—	T	2	24	1
Signau . . . . .	—	M	3	45	5
Lavorgo . . . . .	—	T	2	13	3
Acquarossa . . . . .	530	T	2	33	4
Cadenazzo . . . . .	—	T	2	3	1
Castione . . . . .	—	T	2	102	8
Axalp . . . . .	1540	V	1	34	6
Schynige Platte . . . . .	2000	A	1	6	1
Belp . . . . .	—	M	2	61	11
Balerna . . . . .	—	T	2	591	8
Les Brenets . . . . .	640	J	2	93	5
Borgonovo . . . . .	—	A	3	25	5
St. Martin . . . . .	1003	A	2	17	2
St. Cergue . . . . .	1043	J	3	28	1
Tamins . . . . .	668	A	3	31	5
Brusio . . . . .	755	A	2	12	3
Poschiavo . . . . .	1011	A	3	69	7
Marthalen . . . . .	—	M	3	142	9
Alvanen-Bad . . . . .	976	A	4	112	5
Schuls . . . . .	1240	A	4	49	7
Cauco . . . . .	930	T	2	34	4
Lostallo . . . . .	476	T	2	33	6
Arosa . . . . .	1800	A	3	—	—
Baden . . . . .	—	M	3	41	6
Fetan . . . . .	1700	A	2	74	3
Quinten . . . . .	—	V	4	219	11
Netstal . . . . .	—	V	3	108	5
Linthal . . . . .	661	V	3	160	8
Elm . . . . .	982	V	3	21	3
Murg . . . . .	—	V	1	10	3
Berneck . . . . .	—	V	4	260	15
Cottens . . . . .	—	M	4	314	10
Ebnat . . . . .	—	V	4	290	11
Fiscenthal . . . . .	751	V	3	124	7
Knonau . . . . .	—	M	3	158	10
Einsiedeln . . . . .	912	V	3	199	6
Borgnone . . . . .	713	T	2	14	5
Ins . . . . .	—	M	3	75	7
Altdorf . . . . .	462	A	3	12	6
Gurtenellen . . . . .	—	A	4	45	5
Salaz s/Ollon . . . . .	—	V	4	180	6
Andermatt . . . . .	1500	A	4	34	2

Station	Höhe ü. M.	Region	Fänge	Individuen	Arten
Flühli . . . . .	893	V	3	87	6
Sarnen . . . . .	476	V	4	314	9
St. Niklaus . . . .	1130	A	4	179	4
Langenthal . . . .	—	M	3	344	11
Ettingen . . . . .	—	J	4	927	15
Lungern . . . . .	725	V	3	27	4
Beringen . . . . .	—	M	4	505	11
Nussbaumen . . . .	—	M	4	344	6
Matzingen . . . . .	—	M	4	220	13
Sils Maria . . . . .	1800	A	3	19	5
Scherzingen . . . .	—	M	4	213	13
Solduno . . . . .	—	T	2	215	10
Ferden . . . . .	1389	A	2	7	1
Boltigen . . . . .	831	A	4	106	8
Rougemont . . . . .	1010	A	4	326	9
Charmey Lac . . . .	882	V	3	74	6
Le Brassus . . . . .	—	J	3	14	1
Pieterlen . . . . .	—	M	5	1 138	11
Vitznau . . . . .	440	V	3	86	8
St. Aubin . . . . .	—	M	4	77	3
Schiers . . . . .	673	A	3	85	3
Seewis . . . . .	1000	A	2	29	3
Olten . . . . .	—	M	2	37	6
Kerns . . . . .	—	V	4	291	10
Giswil . . . . .	—	V	3	17	4

TABELLE 15.

*Ergebnisse der im zweiten Fangsommer ausgeführten Fänge.*

Station	Region	Höhe ü. M.	Datum	Fänge	Individuen	Arten
Jussy . . . . .	M	—	23.—24.5	2	47	2
Russin . . . . .	M	—	24.—27.5	7	291	11
Noville . . . . .	V	—	28.—29.5	3	136	10
Visp . . . . .	A	658	30.5.	2	709	12
Geschinen . . . . .	A	1355	31.5—1.6	3	329	5
Stetten . . . . .	M	—	3.—5.6	6	361	17
Sulz . . . . .	M	—	5.—6.6	2	197	13
Sihlwald . . . . .	M	—	7.—8.6	1	167	10
Rothkreuz . . . . .	M	—	8.—9.6	2	404	10
Kernwald . . . . .	V	—	9.—10.6	2	378	12
Vitznau . . . . .	V	—	10.—14.6	4	830	13
Etzgen Wald . . . .	M	—	16.—17.6	1	147	11
Etzgen Obst . . . .	M	—	—	1	658	2
Riehen . . . . .	M	—	17.—18.6	2	1 252	15
Therwil . . . . .	M	—	18.—19.6	2	850	18



Station	Re- gion	Höhe ü. M.	Datum	Fänge	Indivi- duen	Arten
Liestal . . . . .	M	—	19.—21.6	2	511	16
Frick . . . . .	M	—	21.—22.6	2	536	17
Löhningen . . . .	J	—	25.—27.6	12	2 286	15
Enge . . . . .	J	—	27.—28.6	2	471	14
Merishausen . . .	J	—	28.—29.6	2	358	11
Schweikhof . . . .	M	—	29.— 1.7	4	891	17
Altdorf . . . . .	A	462	3.— 6.7	8	706	18
Hospental . . . .	A	1527	6.— 7.7	2	80	4
Ponte Brolla . . .	T	—	10.—13.7	5	120	14
Vezia . . . . .	T	—	12.—13.7	2	40	11
Piotta . . . . .	T	—	14.—15.7	1	20	5
Altdorf . . . . .	A	—	15.7	2	177	8
Obersee . . . . .	V	991	21.—23.7	2	76	6
Hasensee . . . . .	V	750	23.—24.7	2	75	9
Vorauen . . . . .	V	840	24.—26.7	4	280	16
Linthal . . . . .	V	—	26.—27.7	2	280	17
ob Mollis . . . . .	V	—	28.—29.7	2	443	16
Wallenstadt . . . .	V	—	29.—30.7	2	449	15
Maiefeld . . . . .	A	—	30.—31.7	1	375	12
Putz . . . . .	A	1067	31.— 1.8	1	251	12
Davos . . . . .	A	1570	1.— 4.8	3	179	6
Fetan . . . . .	A	1700	4.— 8.8	7	134	5
Schuls . . . . .	A	1240	8.—11.8	6	476	12
Zernez . . . . .	A	1490	11.—12.8	2	38	4
La Punt . . . . .	A	1740	12.—13.8	3	54	4
Sils Maria . . . . .	A	1800	13.—15.8	6	163	4
Mulegns . . . . .	A	1460	16.—17.8	3	21	4
Tiefencastel . . . .	A	890	18.—21.8	3	136	7
Cazis . . . . .	A	—	21.—23.8	2	36	5
Reichenau . . . . .	A	—	23.—24.8	2	179	9
Wädenswil . . . .	M	—	27.—30.8	9	1 006	16
Schweikhof . . . .	M	—	1.— 3.9	6	63	9
Scherzingen . . . .	M	—	3.— 5.9	7	180	11
Altenrhein . . . .	M	—	5.— 7.9	3	196	10
Aarburg . . . . .	M	—	8.— 9.9	2	36	7
Laufen . . . . .	J	—	9.—11.9	7	182	12
Buix . . . . .	J	—	11.—13.9	8	628	15
Sonceboz . . . . .	J	—	13.—16.9	3	2 507	15
Etang de Gruyère	J	1020	16.—19.9	2	182	7
Orbe . . . . .	M	—	19.—20.9	1	120	11
Le Pont . . . . .	J	1060	20.—22.9	2	20	6
La Sarraz . . . . .	M	—	22.—23.9	1	—	—
St. Sulpice . . . .	M	—	23.—28.9	4	48	3
Salaz . . . . .	V	—	30.— 2.10	1	35	8
Sarvaz . . . . .	A	—	2.— 4.10	8	98	5
Sion . . . . .	A	—	4.— 6.10	2	197	3
Baltschieder . . . .	A	658	6.10	5	424	15
Pfynwald . . . . .	A	—	—	4	94	9
Sion II . . . . .	A	—	13.—14.10	2	49	4
Vallorbe . . . . .	J	—	—	1	28	5
					22 722	

TABELLE 16.

Die Arten im zahlenmässigen Vergleich.  
(Fänge aus Wildbiotopen, 1947.)

Art	♂	♀	Summe	%	von Fang- orten
<i>D. subobscura</i> . . . . .	1 626	3 018 *	4 644	21,3	62
<i>D. obscuroides</i> . . . . .	1 183	2 294 *	3 477	15,9	56
<i>D. melanogaster</i> . . . . .	1 599	1 502	3 101	14,2	48
<i>D. testacea</i> . . . . .	1 153	1 501 *	2 654	12,2	42
<i>D. funebris</i> . . . . .	916	1 242 *	2 158	9,9	41
<i>D. helvetica</i> . . . . .	359	814 *	1 173	5,4	37
<i>D. phalerata</i> . . . . .	341	561 *	902	4,1	48
<i>D. histrio</i> . . . . .	378	431 *	809	3,7	20
<i>D. kuntzei</i> . . . . .	214	367 *	581	2,6	28
<i>D. littoralis</i> . . . . .	197	301 *	498	2,2	24
<i>D. hydei</i> . . . . .	182	200	382	1,6	30
<i>D. ambigua</i> . . . . .	92	184 *	276	1,2	29
<i>D. bifasciata</i> . . . . .	123	119	242	1,1	15
<i>D. alpina</i> . . . . .	80	105	185	0,8	15
<i>D. guyénoti</i> . . . . .	94	69	163	—	22
<i>D. tristis</i> . . . . .	18	109 *	127	—	35
<i>D. transversa</i> . . . . .	53	58	111	—	28
<i>S. graminum</i> . . . . .	22	47	69	—	4
<i>Obscura X</i> . . . . .	29	27	56	—	18
<i>D. limbata</i> . . . . .	30	18	48	Rest	16
<i>D. unimaculata</i> . . . . .	14	31	45	3,1	5
<i>D. busckii</i> . . . . .	15	27	42	—	10
<i>D. repleta</i> . . . . .	1	5	6	—	6
<i>D. simulans</i> . . . . .	—	6	6	—	4
<i>D. immigrans</i> . . . . .	3	2	5	—	3
Typ Putz <sup>1</sup> . . . . .	—	2	2	—	1
<i>D. nitens</i> . . . . .	—	2	2	—	1
<i>D. fenestrarum</i> . . . . .	—	1	1	—	1
Zusammen . . . . .	—	—	21 765	100,0	

\* Weist hin auf deutliches Ueberwiegen der ♀.

<sup>1</sup> Neue Art, nach Abschluss der vorliegenden Arbeit publiziert als *D. grischuna* Burla, 1950.

TABELLE 17.

*Relative Häufigkeit der Arten in fünf unterschiedenen Biotopen (1947).*

	W		W R		GB		O		H	
	S	D	S	D	S	D	S	D	S	D
<i>D. funebris</i> . .	66	1,3	97	1,3	91	1,6	514	36,8	87	6,2
<i>D. hydei</i> . . .	22	0,4	97	1,3	57	0,9	105	6,2	53	3,3
<i>D. kuntzei</i> . .	362	6,6	97	1,3	77	1,2	7	0,4	31	1,9
<i>D. transversa</i> .	45	0,8	25	0,3	40	0,6	2	0,1	4	0,3
<i>D. histrio</i> . . .	136	2,5	51	0,7	64	1,0	2	0,1	—	—
<i>D. phalerata</i> .	335	6,1	244	3,9	177	2,6	12	0,7	11	0,7
<i>D. melanogaster</i>	90	1,6	288	3,9	1044	15,8	572	33,7	961	60,0
<i>D. obscuroides</i> .	1105	20,1	1548	20,1	572	8,5	61	3,6	116	7,1
<i>D. tristis</i> . . .	21	0,4	52	0,7	44	0,7	1	0,1	5	0,3
<i>D. subobscura</i> .	791	14,4	1209	15,7	1413	21,1	218	12,8	919	51,1
<i>D. littoralis</i> . .	55	1,0	172	2,2	177	2,6	53	3,1	17	1,1
<i>D. testacea</i> . .	520	9,5	184	2,4	291	4,4	25	1,5	6	0,4
<i>D. alpina</i> . . .	59	1,1	96	1,3	18	0,3	3	0,2	—	—
<i>D. helvetica</i> . .	224	4,1	723	9,4	132	2,1	20	1,2	51	3,2
<i>D. guyénoti</i> . .	61	1,1	43	0,6	30	0,5	2	0,1	25	1,6
<i>Obscura X</i> . . .	30	0,6	14	0,2	2	0,0	—	—	3	0,2

S = Summe, D = Durchschnitt.

## LITERATURVERZEICHNIS

1949. BACHOFEN-ECHE, E. *Der Bernstein und seine Einschlüsse*. Wien.
1947. BERTANI, G. Artificial "breaking" of the diapause in *Drosophila nitens*. *Nature*, 159.
1946. BRITO DA CUNHA, A. *Polymorphism in natural populations*. *J. of Heredity*, 37.
1949. — *Genetic analysis of the polymorphism of color pattern in D. polymorpha*. *Evol.* 3.
1950. — BURLA, H. and DOBZHANSKY, Th. *Adaptive chromosomal polymorphism in Drosophila willistoni*. *Evol.* 4.
1925. BROCKMANN-JEROSCH, H. *Die Vegetation der Schweiz*. Zürich.
1948. BURLA, H. *Die Gattung Drosophila in der Schweiz*. *Rev. Suisse de Zool.*, 55.
1949. — BRITO DA CUNHA, A., CORDEIRO, A. R., DOBZHANSKY, Th., MALOGOLOWKIN, C. and PAVAN, C. *The willistoni Group of Sibling Species of Drosophila*. *Evol.* 3.
1950. — BRITO DA CUNHA, A., CAVALCANTI, A. G. L., DOBZHANSKY, Th. and PAVAN, C. *Population density and dispersal rates in Brazilian Drosophila willistoni*. *Ecology* 31.

1942. BUZZATI-TRAVERSO, A. *Genet. di popolazioni in Dros. (II). I cromosomi di 5 specie del „gruppo obscura“ e la incrociabilità di varie razze geografiche.* Scientia Genetica, 2.
1943. — *Morphologia, Citologia e Biologia di due nuove specie di Drosophila.* Ist. Lomb. Sci. Lett. Rendic. Scienze, 77.
1921. DAHL, F. *Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie.* Jena.
1940. DARLINGTON, C. D. *Taxonomic Species and Genetic Systems.* The New Systematics, Oxford.
1943. DOBZHANSKY, Th. and PAVAN, C. *Studies on Brazilian species of Drosophila.* Bol. Fac. Fil. Ciên. e Letr. Univ. S. Paulo, 36.
1944. — and EPLING, C. *Contributions to the genetics, taxonomy, and ecology of Drosophila pseudoobscura and its relatives.* Carn. Inst. Wash. Publ., 554.
1947. — *Adaptive changes induced by natural selection in wild populations of Drosophila.* Evol. 1.
- 1948 a. — *Genetics of natural populations XVIII. Experiments on chromosomes of Drosophila pseudoobscura from different geographic regions.* Gen. 33.
- 1948 b. — *Genetic structure of natural populations.* Carn. Inst. Wash. Year Book, 47.
1923. DUDA, O. *Die orientalischen und australischen Drosophiliden-Arten (Dipteren) des Ungarischen National-Museums zu Budapest.* Ann. Mus. Nat. Hung. 20.
1924. — *Beitrag zur Systematik der Drosophiliden unter besonderer Berücksichtigung der paläarktischen und orientalischen Arten (Dipteren).* Arch. f. Nat. 90 (A 3).
1925. — *Die südamerikanischen Drosophiliden (Dipteren) unter Berücksichtigung auch der anderen neotropischen sowie der nearktischen Arten.* Arch. f. Nat. 91 (A 11).
- 1926a. — *Fauna sumatrensis: Drosophilidae (Dipt.)* Suppl. Entomol. 14.
- 1926b. — *Die orientalischen und australischen Drosophiliden-Arten (Diptera) des Ungarischen National-Museums. I. Nachtrag.* Ann. Mus. Nat. Hung. 23.
1935. — *Drosophilidae.* In E. Lindner: *Die Fliegen der paläarktischen Region*, 58 g. Stuttgart.
1936. ENDERLEIN, G. *Zweiflügler, Diptera.* In: *Die Tierwelt Mitteleuropas*, Brohmer, P. Leipzig.
1944. EPLING, C. and DOBZHANSKY, Th. *Contributions to the genetics, taxonomy and ecology of D pseudoobscura and its relatives.* Carn. Inst. Wash. Publ., 554.
1945. FROTA-PESSOA, O. *Sôbre o subgênero „Hirtodrosophila“ com descrição de uma nova espécie.* Rev. Bras. Biol., 5 (4).
1946. — *Bunostoma brasiliensis n. sp.* Summa Brasil. Biol., 1.



1921. FRUHSTORFER, H. *Die Orthopteren der Schweiz und der Nachbarländer auf geographischer sowie ökologischer Grundlage mit Berücksichtigung der fossilen Arten*. Arch. f. Nat., 87 (A 5).
1946. GENSLE, G. *Der Begriff der Vegetationszeit*. Zürich.
1908. HANDLIRSCH, A. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen*. Leipzig.
1928. HENDEL, F. *Zweiflügler II: Allgemeiner Teil*. In: *Die Tierwelt Deutschlands*, Dahl, F. Jena.
1924. HESSE, R. *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*. Jena.
1949. HSU, T. C. *The External Genital Apparatus of Male Drosophilidae in Relation to Systematics*. Univ. Texas Publ. 4920.
1904. JACOBI, A. *Tiergeographie*. Leipzig.
1947. IVES, P. T. *Second chromosome inversions in wild populations of Drosophila melanogaster*. Evol. 1.
1938. KIKKAWA, H. and PENG, F. T. *Drosophila species of Japan and Adjacent Localities*. Jap. J. of Zool. 7.
1907. MAAS, O. *Lebensbedingungen und Verbreitung der Tiere*. Leipzig.
1946. MALAGOLOWKIN, C. *Sobre o gênero „Rhinoleucophenga“ com descrição de cinco espécies novas*. Rev. Brasil. Biol., 6.
1948. — *Sobre a genitalia dos Drosophilideos (Diptera): II. Drosophila ananassae*. Summa Brasil. Biol., 1.
1942. MAYR, E. *Systematics and the origin of species*. New York.
1945. — *Symp. on age of the distr. patt. of the gene arr. in D. pseudo-obsc.: Some evidence in favor of a recent age*. Ohio, Lloydia, 8.
1947. — *Ecological factors in speciation*. Evol. 1.
1948. — *The bearing of the new systematics on genetical problems. The nature of species*. Adv. of Genetics, 2.
1830. MEIGEN, J. W. *Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten*, 6. Hamm.
1944. MILLER, D. D. *Drosophila melanura, a new species of the melanica-group*. J. of the New York Entomol. Soc. 52.
1909. PAGENSTECHER, A. *Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge*. Jena.
1942. PATTERSON, J. T. and WHEELER, M. R. *Description of new species of the Subgenera Hirtodrosophila and Drosophila*. Univ. Texas Publ. 4213.
- 1943a. PATTERSON, J. T. *The Drosophilidae of the Southwest*. Univ. Texas Publ., 4313.
- 1943b. — and WAGNER, R. P. *Geographical distribution of species of the Genus Drosophila in the United States and Mexico*. Univ. Texas Publ., 4313.
1947. PAVAN, C. e BRITO DA CUNHA, A. *Espécies brasileiras de Drosophila*. Bol. Fac. Fil. Cien. e Letr. Univ. S. Paulo, 86.
1947. PEYER, B. *An early description of Drosophila*. J. of Heredity, 38, 7.

1944. PHILIP, U., RENDEL, J. M., SPURWAY, H. and HALDANE, J. B. S. *Genetics and karyology of Drosophila subobscura*. Nature, 154.
1940. POMINI, F. P. *Contributi alla conoscenza delle Drosophila europee*. Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna, 12.
1948. REED, S. C. and REED, E. W. *Morphological differences and problems of speciation in Drosophila*. Evol. 2.
1948. RICHTER, R. *Einführung in die zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln*. Frankfurt a. Main.
1947. SALLES, H. *Sôbre a genitália dos Drosophilideos (Diptera): I. Drosophila melanogaster e D. simulans*. Summa Brasil. Biol. 1.
1945. SIMPSON, G. G. *Symp. on age of the distr. patt. of the gene arr. in D. pseudoobsc.: Evidence from fossils and from the application of evolutionary rate distributions*. Ohio, Lloydia, 8.
- 1940a. SPENCER, W. P. *On the biology of Drosophila immigrans Sturtevant with special reference to the genetic structure of populations*. Ohio J. of Science, 40.
- 1940b. — *Subspecies, hybrids and speciation in Drosophila hydei and Drosophila virilis*. Am. Nat. 74.
1941. — *Ecological factors and Drosophila speciation*. Ohio J. of Science, 61.
1942. — *New species in the quinaria group of the Subgenus Drosophila*. Univ. Texas Publ., 4213.
1947. — *Mutations in wild populations in Drosophila*. Advances of Genetics, 1.
1939. STALKER, H. D. *Four new species of Drosophila, with notes on the funebris group*. Ann. Entomol. Soc. Am., 32.
1945. — *On the biology and genetics of Scaptomyza graminum Fallén*. Gen. 30.
1947. — and CARSON, H. L. *Morphological variation in natural populations of Drosophila robusta Sturtevant*. Evol. 1.
1945. STEBBINS, G. L. *Symp. on age of the distr. patt. of the gene arr. in D. pseudoobsc.: Evidence for abnormally slow rate of evolution, with particular reference to the higher plants and the Genus Drosophila*. Ohio, Lloydia, 8.
1919. STURTEVANT, A. H. *A new species closely resembling Drosophila melanogaster*. Psyche, 26, 6.
1921. — *The North American species of Drosophila*. Carn. Inst. of Wash.
1939. — *On the subdivision of the Genus Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sc., 25, 3.
1942. — *The classification of the Genus Drosophila, with descriptions of nine new species*. Univ. Texas Publ. 4213.
1935. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. *Ueber geographische Temperaturrassen bei D. funebris*. F. Archiv f. Nat. N. F., 4.

1940. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, und E. A. *Populationsgenetische Versuche an Drosophila* I. Zeitliche und räumliche Verteilung der Individuen einiger *Drosophila*-Arten über das Gelände. Ztschr. f. indukt. Abstamm.-u. Vererbungslehre, 79.
1943. WHARTON, L. T. *Analysis of the metaphase and salivary chromosome morphology within the Genus Drosophila*. Univ. Texas Publ. 4313.
1949. WHEELER, M. R. *The Subgenus Pholadoris (Drosophila) with Descriptions of Two New Species*. Univ. Texas Publ., 4920.
1949. ——— *Taxonomic Studies on the Drosophilidae*. Univ. Texas Publ. 4920.
1932. WRIGHT, S. *The roles of mutation, interbreeding, crossbreeding, and selection in evolution*. Proc. VI. Congr. Gen., 1.
1947. ——— and DOBZHANSKY, Th. *Genetics of natural populations*. XV. Rate of diffusion of a mutant gene through a population of *D. pseudoobscura*. Gen., 32.
1946. ZEUNER, F. E. *Dating the past*. London.
-





---

STATION ZOOLOGIQUE DE NAPLES ET INSTITUT D'HISTOLOGIE  
ET D'EMBRYOLOGIE, ECOLE DE MÉDECINE, GENÈVE.

---

# Etude expérimentale du phénomène de colloïdopexie chez les Actinies (*Cœlenterata*)

par

**Anne-Marie DU BOIS**

(Avec 1 figure dans le texte et la planche 1.)

## TABLE DES MATIÈRES

	Page
1. Introduction . . . . .	178
2. Morphologie et anatomie de <i>Bunodeopsis strumosa</i> (Andres). .	179
3. Technique expérimentale . . . . .	183
4. Résultats histophysiologiques . . . . .	185
A. Les cellules athrocytaires de l'ectoderme . . . . .	186
a) description histologique . . . . .	186
b) résultats expérimentaux . . . . .	188
B. La mésoglie . . . . .	189
C. Les cellules athrocytaires de l'endoderme . . . . .	190
a) description histologique de l'endoderme en général . .	190
b) résultats expérimentaux . . . . .	192
c) l'endoderme des mésentéroïdes . . . . .	192
d) l'athrocytose expérimentale dans la zone néogène des mésentéroïdes . . . . .	194
5. Discussion des résultats et conclusions. . . . .	195
6. Résumé . . . . .	198
7. Index bibliographique . . . . .	199

## 1. INTRODUCTION

On désigne sous le nom de colloïdopexie ou athrocytose, la faculté que possèdent certaines cellules de l'organisme animal de fixer les substances colloïdales. Au point de vue histologique, la fonction athrocytaire n'est pas l'apanage d'un seul type cellulaire; bien au contraire, un grand nombre de cellules, d'origines fort différentes, éparses dans tout l'organisme fonctionnent comme athrocytes, c'est-à-dire jouissent de la même propriété fonctionnelle de fixer les particules colloïdales et de les emmagasiner dans leur cytoplasme.

C'est chez les animaux supérieurs — plus particulièrement chez les mammifères de laboratoire et chez l'homme — que ce processus physiologique a été le mieux étudié. La fonction athrocytaire y est assumée essentiellement par les éléments du système dit réticulo-endothélial constitué par quatre types cellulaires principaux: les cellules endothéliales des capillaires hépatiques (cellules de von KUPFFER), les cellules réticulaires de la rate, des ganglions lymphatiques et de la moelle osseuse, les histiocytes du tissu conjonctif et les monocytes sanguins. Ces éléments dérivent tous embryologiquement du mésenchyme. La plupart des athrocytes du système réticulo-endothélial sont en outre capables de phagocytose, c'est-à-dire de capter des particules beaucoup plus volumineuses telles que des bactéries, des microbes, des débris cellulaires, etc., et constituent un vaste système de défense de l'organisme. A côté des éléments du système réticulo-endothélial proprement dit, certains épithéliums, tel que l'épithélium du tube urinaire, du tube digestif dans certaines conditions expérimentales, voire même l'épiderme (têtard) etc., sont aussi capables de fixer les colloïdes avec lesquels ils entrent en contact.

Les processus de colloïdopexie n'ont pas encore fait l'objet d'une étude systématique chez les vertébrés inférieurs; pour les invertébrés, on est plus mal renseigné encore. On trouve bien, dans la littérature, quelques travaux expérimentaux, basés sur des injections de colorants colloïdaux à des animaux appartenant aux groupes les plus divers des *Achordata*, travaux qui démontrent l'existence de cellules à fonctions athrocytaires chez les invertébrés, mais la variété des techniques et la diversité des espèces

animales utilisées ne permettent guère de tirer des conclusions d'ordre général.

Au cours de ces dernières années, nous avons entrepris l'étude systématique de ces problèmes dans différents embranchements des invertébrés. L'objet du présent travail est d'exposer les résultats que nous avons obtenus chez les Actinies. Il était en effet intéressant de chercher à savoir si des animaux aussi primitifs que les coelentérés, chez lesquels la paroi du corps est constituée essentiellement par un ectoderme et un endoderme, séparés par une lame mésoglique presque acellulaire dont l'origine embryonnaire reste discutée, possèdent des cellules à fonctions athrocytaires, plus ou moins comparables à celles des vertébrés supérieurs.

La partie expérimentale de ce travail a été effectuée à la station zoologique internationale de Naples en octobre 1947. Je tiens à remercier très vivement la commission fédérale de la station zoologique de Naples qui m'a accordé pendant trois semaines la jouissance de la « Table suisse » à la station. Mes remerciements vont également à M. Dohrn, directeur de la station zoologique de Naples et à tous ses collaborateurs, qui m'ont si aimablement reçue et qui ont tout fait pour faciliter mon travail.

## 2. MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

de *Bunodeopsis strumosa* (Andres)

Il était indispensable, pour étudier l'athrocytose chez les actinies, d'utiliser des espèces de petite taille, pouvant facilement être coupées en série. Notre choix a porté sur une petite actinie très commune dans le Golfe de Naples à la fin de l'été, *Bunodeopsis strumosa*. Cette espèce a été signalée pour la première fois par ANDRES (1880) qui en a donné une description succincte, réduite à la morphologie, dans sa monographie « le Attinie », parue en 1884.

Le genre *Bunodeopsis* est peu répandu; nous n'en avons trouvé décrit que deux espèces: *B. strumosa* (Andres) et *B. prehensa* signalé par DUERDEN (1905), vivant en saprophyte sur un crabe *Melia tessellata*. F. PAX (1925) classe le genre *Bunodeopsis* dans la famille des *Boloceroididae*, groupe des *Abasilaria*, tribu des *Acti-*

*niae*. Selon ANDRES, *B. strumosa* présente deux variétés distinctes, la variété *badia*, pigmentée, du Golfe de Naples et la variété *cana*, un peu plus petite et totalement dépourvue de pigment, fréquente dans le lac Fusaro, grande lagune salée sur le Golfe de Gaète, au nord du cap de Mycène.

Avant d'aborder la partie expérimentale de ce travail, il est indispensable de donner un aperçu sommaire de la morphologie de *B. strumosa*, variété *badia*, qui nous a servi de matériel. Son ana-

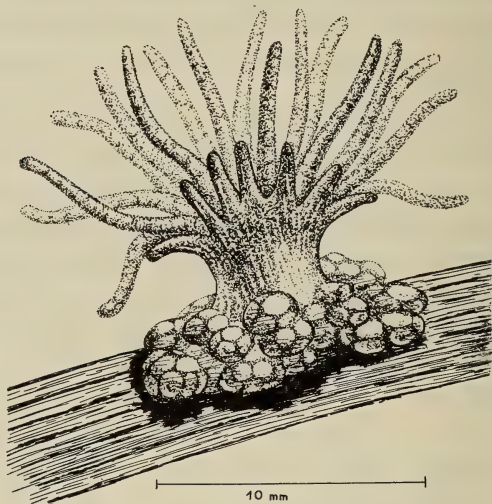


FIG. 1.

*Bunodeopsis strumosa* variété *badia* (Andres) 35.

tomie n'offre rien de bien particulier; elle est très voisine de celle de l'actinaire type, de tous les traités de zoologie. Nous n'en décrivons que certains éléments essentiels, indispensables à la compréhension du phénomène de l'athrocytose, et laisserons de côté toutes les particularités morphologiques si importantes pour la systématique (disposition précise des septa d'ordre divers, des sfincters, des tentacules, répartition de la musculature, etc.).

*Bunodeopsis strumosa* (fig. 1) vit sur différentes espèces d'algues en particulier des zoostères. On en trouve en général un assez grand nombre sur la même algue, à la surface de laquelle les animaux sont capables de se déplacer très lentement. Chacune de ces actinies adhère au support par un disque pédieux, large, plus



ou moins lobulé de 8-10 mm. de diamètre. Ce disque est surmonté d'une colonne ou calice qui est à sa base tout à fait irrégulier, distendu et bosselé par des gibbosités de couleur brunâtre, plus ou moins volumineuses et en nombre très variable suivant les individus (leur nombre varie peut-être aussi chez le même individu au cours des processus digestifs). Ces gibbosités creuses sont chacune formée par un diverticule vésiculeux de la cavité du corps dite cavité gastrique; ce sont donc des cavités digestives accessoires. Au-dessus de cette partie basale irrégulière, brunâtre, le corps se prolonge par un calice lisse grisâtre de section ovalaire. En extension, le corps atteint à peu près 6 mm. de hauteur. Les 48 tentacules, insérés sur le bord du calice, sont disposés en trois cycles: un cycle interne en bordure du péristome, de 12 tentacules longs, flexueux très extensibles, pouvant atteindre 8 mm.; un cycle moyen de 12 tentacules, intercalés entre les premiers et à peu près de la même longueur; un cycle externe de 24 tentacules nettement plus courts, beaucoup moins extensibles et peu mobiles.

Ces dimensions en mm. correspondent à celles des plus gros individus, plus particulièrement des femelles adultes. La taille des mâles adultes est nettement inférieure; le diamètre du disque pédieux atteint à peine 2 mm. chez les individus immatures les plus jeunes, qui viennent d'abandonner la vie pélagique. La bouche s'ouvre au centre du péristome, membrane lisse, légèrement concave, tendue à l'intérieur de la couronne des tentacules; cette bouche a la forme d'un orifice ovalaire, assez allongé, dont le grand axe détermine le plan de symétrie bilatérale de l'animal. L'anatomie interne est relativement simple; la bouche conduit dans un « œsophage », tube assez aplati, qui, au point de vue de sa structure histologique, n'est qu'un prolongement du péristome et qui descend verticalement à l'intérieur de la cavité gastrique et s'arrête brusquement à la hauteur des gibbosités. Ce tube œsophagien ne pend pas librement dans la cavité gastrique, mais il est maintenu en place par 12 septa principaux, cloisons longitudinales minces qui sont attachées d'une part à la face interne du calice, d'autre part à la face externe de l'œsophage; en haut, elles sont soudées sur la face inférieure du péristome, en bas, sur la face interne du pied. Ces septa divisent donc la cavité péri-œsophagienne en 12 logettes disposées en 6 paires symétriques, chaque paire ayant des caractéristiques particulières, utilisées en systématique, mais dont la

description sort des limites de notre sujet. Ces lames septales se prolongent au dessous de la limite inférieure de l'œsophage; dans cette partie profonde le bord interne des septa est libre et leur disposition est moins symétrique que dans la région supérieure parce que le développement des diverticules digestifs accessoires distend irrégulièrement la paroi du calice et déplace plus ou moins la ligne d'attache des septa.

A côté de ces 12 septa principaux, lames plus ou moins rigides, qui fixent l'architecture interne de l'actinie, il existe un grand nombre de septa dits secondaires ou mésentéroïdes. Ce sont des lames longitudinales, disposées par paires, comparables aux septa principaux mais dont le bord interne est libre sur toute son étendue, c'est-à-dire qu'il n'est fixé en aucun point sur l'œsophage.

Les 12 logettes déterminées par les septa principaux ne contiennent pas toutes des mésentéroïdes. Chez la plupart des Actinies, il y a toujours alternance d'une logette étroite dépourvue de mésentéroïdes, et d'une logette plus large qui en possède un nombre variable d'une espèce à l'autre. Chez *Bunodeopsis*, six logettes contiennent des mésentéroïdes qui apparaissent par paires successives au cours du développement, sous forme de bourgeons longitudinaux de la paroi interne du calice. Chez les individus jeunes, il y a donc 6 logettes contenant une première paire de mésentéroïdes formant un premier cycle. Chez les individus plus âgés, il se développe un deuxième cycle, soit une paire de chaque côté de ceux de premier ordre ainsi, à ce stade, chaque logette à mésentéroïdes renferme une paire de mésentéroïdes de premier ordre déjà assez développée, plus deux paires latérales de second ordre encore à l'état de bourgeon. Enfin, une troisième poussée de bourgeons de troisième ordre s'intercale entre ceux déjà existant portant à sept paires le nombre des mésentéroïdes des logettes chez les individus adultes. Les mésentéroïdes du premier et du deuxième cycle sont, chez l'adulte, très développés et forment de longs feuillets sinueux dans la paroi desquels se développent les éléments sexuels, mâles ou femelles suivant le sexe de l'individu. Ces grands mésentéroïdes fertiles sont désignés sous le nom de macromésentéroïdes. Les mésentéroïdes à apparition plus tardive ne se développent pas aussi complètement et, chez l'adulte, ne forment que des feuillets plus ou moins étroits, stériles, auxquels on donne le nom de micromésentéroïdes. Tous ces mésentéroïdes ont une musculature très

développée qui leur permet de se mouvoir latéralement et de s'allonger ou de se raccourcir. De plus, les macromésentéroïdes, comme les septa principaux du reste, portent le long de leur point d'attache sur le calice, un gros muscle longitudinal, qui se prolonge dans la paroi des tentacules, conditionnant la rétraction ou l'allongement de ces organes de préhension. Nous ne pousserons pas plus avant la description morphologique de ces mésentéroïdes; celle-ci n'offre pas d'intérêt direct pour notre travail. Tous les traités de zoologie en donnent des descriptions détaillées: nombre, mode d'apparition, position du muscle longitudinal, description qui joue un rôle de premier plan en systématique.

A côté de *Bunodeopsis strumosa*, nous avons également utilisé pour nos expériences de petits exemplaires immatures d'*Anemonia sulcata*, dont le diamètre du calice ne dépassait pas 2-3 cm., ceci afin de vérifier si les résultats obtenus chez *Bunodeopsis* se retrouvaient semblables dans d'autres groupes d'actinies. L'*Anemonia sulcata* est l'actinie type dont la description morphologique se trouve dans chaque ouvrage de zoologie systématique. Il n'est donc pas nécessaire d'en rappeler ici l'anatomie qui, dans ses grandes lignes, est très voisine de celle de *Bunodeopsis*. Le calice d'*Anemonia sulcata* n'est pas déformé à sa base par des gibbosités et, de ce fait, la disposition des cloisons est plus régulière.

### 3. TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE

Nous avons utilisé, dans nos expériences sur les actinaires, les trois colloïdes, bleu trypan, saccharate de fer et bleu de Prusse colloïdal pour injection, que nous avons systématiquement employés dans nos travaux antérieurs sur la colloïdopexie (Du Bois, 1939, 1942, 1946). Ces trois colloïdes diffèrent par la grosseur de leurs particules, seul caractère qui nous intéresse pour l'étude de l'athrocytose. Les diamètres de ces particules, calculés en Ångströms ont été établis par GÉRARD et CORDIER (1933): les particules de bleu trypan auraient 6,5 Å de diamètre, celles de saccharate de fer 26,4 Å et celles du bleu de Prusse 115,8 Å. Le choix de colloïdes à particules de grandeurs diverses nous a été imposé par le fait que chez certaines espèces animales, telles que l'escargot, par exemple,



(Du Bois, 1942) il existe une « athrocytose élective », certaines cellules fixant exclusivement les colloïdes à petites particules, type bleu trypan, d'autres ne captant que les colloïdes à plus grosses particules. En faisant des injections mixtes de bleu trypan et de bleu de prusse, par exemple, on constate, dans les tissus de l'escargot, un phénomène de sélection des deux colloïdes, les grosses cellules sphériques du tissu conjonctif devenant bleu violacé par accumulation de bleu trypan, les cellules réticulaires du voisinage se colorant en bleu indigo par accumulation de bleu de Prusse. Plus récemment, B. LISON et J. SPULDERS (1949) utilisant d'autres colloïdes ont également démontré l'existence d'une « colloïdopexie sélective » dans le foie de la grenouille — les cellules endothéliales de cet organe se répartiraient en deux groupes de caractères morphologiques légèrement différents, qui captent les uns les colloïdes à grosses particules supérieures à 80 Å, les autres les colloïdes à particules inférieures à 80 Å. L'existence dans certaines espèces animales du phénomène de colloïdopexie élective, nous oblige donc à toujours réaliser des séries parallèles d'expériences en employant dans chaque série un colloïde à particules de grandeur déterminée.

Nous avons utilisé deux techniques expérimentales: la plus simple consistait à disposer des algues supportant une dizaine de *Bunodeopsis* dans un verre contenant l'un des trois colloïdes dilués dans de l'eau de mer à 5 ‰ approximativement, et de fixer les animaux au liquide de BOUIN 6 à 24 heures plus tard. Si la chose est aisée avec le bleu trypan, qui reste en suspension colloïdale dans l'eau de mer, il n'en va pas de même avec les colloïdes à plus grosses particules qui, en solution saline, ont une tendance à flocculer rapidement, surtout le saccharate de fer, ce qui obligeait à changer fréquemment la solution colloïdale. Les animaux ont bien supporté l'immersion dans le bleu trypan (même à des concentrations allant jusqu'à 20 ‰) et le bleu de Prusse; par contre, le saccharate de fer s'est révélé nettement toxique et les animaux ne pouvaient résister au-delà de 6-8 heures à l'immersion dans ce colloïde. Par cette technique, le colloïde se trouve en contact direct avec l'ectoderme superficiel de l'animal, il pénètre en outre par la bouche, irrigue toute la cavité gastrique, entrant également en contact avec l'endoderme; mais, à première vue, on ne pouvait savoir si les colloïdes traversaient ces deux barrières ectodermique



et endodermique pour atteindre les éléments cellulaires plus profonds et la mésoglie. C'est pour cette raison que nous avons utilisé une seconde technique, celle de l'injection. L'un des trois colloïdes seul ou un mélange de bleu trypan et de bleu de Prusse en solution à 1% ont été directement injectés, à l'aide d'une micropipette, dans la paroi du calice ou dans l'épaisseur du disque pédieux, chez de gros individus de *Bunodeopsis* ou d'*Anemonia* immatures. La région injectée se reconnaît facilement à la trainée persistante bleue ou brune dans le corps de l'animal qui est ensuite remis dans l'eau de mer et fixé au liquide de Bouin 6 à 24 heures après l'injection.

Les individus fixés, emparaffinés et coupés à 10  $\mu$ , transversalement ou longitudinalement, ont été montés en série et simplement colorés au rouge pour noyaux pour la recherche des éléments athrocytaires. Pour mettre en évidence le fer dans les coupes des animaux traités par le saccharate de fer, nous avons utilisé la réaction de TIRMANN et SCHMELTZER. Des colorations plus complètes: Azan, hématoxyline de Heidenhain, coloration nucléaire de Feulgen ou spéciales, mucicarmin, thionine ont également été utilisées pour préciser certains points de la structure histologique.

#### 4. RÉSULTATS HISTOPHYSIOLOGIQUES

Si la micro-anatomie topographique des actinaires a fait l'objet de nombreux travaux de systématique, l'histologie plus précise et la cytologie de ces animaux sont encore mal connues. Les recherches histologiques déjà anciennes de R. et O. HERTWIG (1879) et de L. FAUROT (1895, 1903, 1907) restent les travaux classiques, cités dans tous les traités fondamentaux de zoologie. Nous n'avons trouvé dans la littérature aucun renseignement histologique sur *Bunodeopsis*. Nous ne comptons pas faire ici l'histologie complète de cette actinaire, nous nous bornerons à la description des principaux types cellulaires en rapport avec les processus athrocytaires. L'étude histologique de *Bunodeopsis* est rendue assez difficile par le fait que toutes les cellules, celles de l'ectoderme comme celles de l'endoderme, sont extrêmement petites (exception faite des

ovocytes). Les cellules sphériques de l'endoderme, par exemple, de beaucoup les plus volumineuses, ont un diamètre qui, après fixation, ne dépasse pas 8  $\mu$ . Les autres éléments cellulaires, cellules réticulées, cellules épithéliales, etc., ont un diamètre de l'ordre de 4  $\mu$  en moyenne. Chez les individus immatures d'*Anemonia* que nous avons utilisés, les cellules sont légèrement plus grandes, les grosses cellules sphériques endodermiques atteignant 10  $\mu$  de diamètre.

#### A. CELLULES ATHROCYTAIRES DE L'ECTODERME.

##### a) *Description histologique.*

La structure et surtout l'épaisseur de l'ectoderme chez *Bunodeopsis* varient suivant les régions du corps de l'animal: disque pédieux, gibbosités, calice, tentacules et péristome. Il est formé, dans ces diverses régions, d'un épithélium superficiel plus ou moins élevé, se continuant par sa partie profonde, en une zone lacunaire qui est attachée sur la lame mésoglique. A la surface des gros tentacules et sur le calice, régions excessivement extensibles, l'épaisseur de l'ectoderme varie énormément tandis que sur le disque pédieux, son épaisseur est beaucoup plus constante et atteint 35 à 40  $\mu$ .

L'épithélium ectodermique du disque pédieux est formé de cellules hautes et étroites de 3-4  $\mu$  de diamètre, très serrées, avec sériation des noyaux sur 4-5 rangs (Pl. 1, fig. 1). Ces cellules sont munies de longs cils, serrés, assez épais et d'apparence rigide; ils sont fixés sur de gros blépharoblastes, visibles au pôle apical de la cellule sous forme d'une ligne ponctuée noirâtre, nette; cette ciliation conditionne vraisemblablement les mouvements de reptation de l'animal. A leur pôle basal, les cellules épithéliales s'amincissent en de fins filaments fixés sur la lame mésoglique. La partie profonde de l'ectoderme prend ainsi un aspect lacuneux, l'épaisseur de cette couche lacunaire variant suivant l'état d'extension ou de rétraction de l'animal. Disséminées entre les premières cellules, on trouve dans la couche superficielle de l'ectoderme, quelques cellules sensorielles en bâtonnet et de nombreuses cellules glandulaires caliciformes de deux types: les unes sont pourvues d'un calice long et étroit, plus ou moins bourré de fines granulations

ne donnant pas la réaction du mucus par le mucicarmin, tandis que les autres possèdent un calice plus évasé, renfermant des masses spumeuses se colorant vivement par le mucicarmin. La partie profonde, lacunaire, de l'ectoderme, est constituée par des cellules réticulaires allongées, assez étroites, en continuité avec les cellules épithéliales superficielles, avec lesquelles elles forment un réseau syncitial assez dense (Pl. 1, fig. 1). Parmi ces cellules, certaines à noyaux allongés semblent être la portion épithéliale des cellules musculaires dont la sole contractile, très ténue mais très chromatophile, s'appuie sur la lame mésoglique, et donne une apparence striée à la surface de celle-ci (Pl. 1, fig. 1); d'autres cellules réticulaires sont plus volumineuses, à noyau arrondi et à cytoplasme un peu granuleux; ce sont vraisemblablement les cellules nerveuses multipolaires décrites par R. et O. HERTWIG dans d'autres espèces. Les mailles du réseau renferment enfin quelques rares cellules arrondies libres, de 4-5  $\mu$  de diamètre, à noyau peu chromatophile, irrégulier, ayant l'allure de cellules migrantes.

Dans les autres régions de l'ectoderme, on retrouve ces types cellulaires quelque peu modifiés. A la surface des *gibbosités*, l'ectoderme distendu est plus ou moins aminci et les cellules épithéliales deviennent cubiques, voire même aplaties. Leur pôle apical ne porte qu'une armature peu nette de cils beaucoup plus courts et moins serrés. (La coloration à l'azan fait apparaître à leur surface une bordure bleue.) Les cellules glandulaires sont rares, à calice court.

L'ectoderme de la portion lisse du *calice* et des *tentacules* possède une structure très analogue et contient de plus des cnidoblastes ou nématocytes, cellules urticantes caractéristiques du sous-embranchement des Cnidaires. *Bunodeopsis* possède les deux types de nématocytes décrits chez les autres espèces d'actinies: les uns, de beaucoup les plus nombreux, sont des cellules étroites de même diamètre que les cellules épithéliales; leur cytoplasme est creusé d'une longue capsule dans laquelle est enroulé en spirale serrée le filament urticant baignant dans le venin; le noyau est complètement refoulé à la base de la cellule. Les nématocytes du second type ont une architecture très comparable, mais ils sont beaucoup plus volumineux. Ils contiennent une grosse capsule ovalaire qui déforme la cellule, la rendant piriforme et le filament est enroulé en spires beaucoup moins serrées. Nous n'entrerons



pas ici dans les détails morphologiques plus précis de ces appareils urticants qui sont décrits dans tous les traités de zoologie. Les cellules urticantes sont très nombreuses dans l'épithélium des tentacules, mais elles ne sont pas, chez *Bunodeopsis*, agglomérées en boutons urticants comme c'est le cas chez d'autres espèces.

Sur le péristome, la couche ectodermique est également formée par un épithélium haut, sérié, cilié, avec une ciliation un peu moins robuste que sur le pied, et de nombreuses cellules sécrétantes et urticantes; cet épithélium présente aussi une zone lacunaire profonde contenant les divers types cellulaires décrits plus haut.

Sur le rebord buccal, l'épithélium s'infléchit et se prolonge, sans aucun changement morphologique, dans l'oesophage qui n'est, du point de vue histologique, qu'une invagination du péristome.

#### b) Résultats expérimentaux.

Seules les cellules épithéliales ciliées de l'ectoderme sont capables de capter les particules colloïdales (Pl. 1, fig. 1). Ce processus est surtout accusé dans la région pédieuse, sur les tentacules et plus particulièrement sur le péristome. Cette répartition, qui paraît élective au premier abord, trouve facilement son explication. La floculation plus ou moins rapide des colloïdes dans l'eau de mer dépose les particules ou agrégats colloïdaux sur les algues et sur le fond du bocal sur lesquels rampe l'actinie; la région du disque pédieux est ainsi constamment en contact avec une couche de colloïde plus ou moins floculée. D'autre part, l'agitation continuelle des tentacules crée un tourbillon qui entraîne les particules colloïdales vers l'orifice buccal; ici encore, les particules qui ne pénètrent pas dans l'oesophage tombent sur le péristome où elles sont captées par les cellules épithéliales.

Nous n'avons pas constaté l'existence d'une colloïdopexie élective dans les cellules de l'épithélium ectodermique. Les trois colloïdes utilisés ont été fixés de la même manière et avec la même intensité. Chaque cellule est capable d'absorber une grande quantité de granulations colloïdales qui s'accumulent d'abord au voisinage immédiat du noyau puis remplissent peu à peu toute la cellule, exception faite d'une marge apicale qui en est toujours dépourvue. Lorsque la portion superficielle de la cellule épithéliale est bourrée



de granulations colloïdales, celles-ci sont refoulées en profondeur dans les prolongements filiformes de la partie profonde et peuvent même passer dans les petites cellules réticulaires de la zone lacunaire. Nos expériences ne nous permettent pas de dire si la cellule épithéliale surchargée de granulations colloïdales est capable, au bout d'un certain temps, de s'en débarrasser en les rejetant à l'extérieur, ou si, étant polarisée dans le sens de l'absorption seulement, elle les conserve définitivement. Nous avons essayé de remettre dans de l'eau de mer pure des *Bunodeopsis* ayant séjourné 6 à 12 heures dans une solution colloïdale, pour voir si les granulations colloïdales étaient rejetées; mais les animaux sont toujours morts trop rapidement. En aquarium les *Bunodeopsis* ne survivent guère au delà de 48 heures, quelles que soient les conditions.

En résumé, seules les cellules épithéliales les moins différenciées de l'ectoderme jouissent de propriétés athrocytaires. Toutes les cellules différenciées: cellules urticantes, nerveuses, musculaires, n'ont jamais présenté la moindre capacité de fixer les colloïdes.

Parmi les cellules de la couche lacunaire profonde de l'ectoderme, les rares cellules rondes, à allure de cellules migrantes, décrites plus haut, semblaient, à première vue, pouvoir être des athrocytes; mais, ni dans les séries expérimentales où nous avons injecté les colloïdes dans le voisinage de la mésoglie, ni dans les séries expérimentales où les animaux étaient immergés dans les solutions colloïdales, nous n'avons trouvé de ces cellules chargées de granulations colloïdales. La très grande rareté de ces éléments cellulaires ne nous permet pas de trancher définitivement la question, car nous n'en avons jamais rencontré dans le voisinage immédiat d'un point d'injection. D'autres expériences seraient nécessaires pour résoudre ce problème.

## B. LA MÉSOGLIE.

Chez tous les coelentérés, la mésoglie constitue la charpente de l'animal. Elle est formée d'une lame de tissu fibreux ou fibrillaire très pauvre en cellules. Cette lame est plus ou moins épaisse suivant la grandeur de l'espèce considérée et son importance varie, chez le même animal, dans les différentes régions du corps. Elle est recouverte de part et d'autre par l'ectoderme et l'endoderme, excepté dans les septa principaux et les mésentéroïdes où ses deux faces

sont tapissées d'endoderme. Les éléments constitutifs essentiels de la mésoglie sont donc des fibrilles que les auteurs rapprochent des fibrilles collagènes; en effet, nous avons pu les colorer en bleu par l'Azan ou le Mallory, comme les fibrilles collagènes. Ces fibrilles sont groupées en faisceaux parallèles constituant des fibres plus ou moins denses. Chez *Bunodeopsis*, la lame mésoglique est toujours très mince et peu importante. C'est naturellement dans la région du disque pédieux qu'elle atteint son maximum d'épaisseur, soit 10  $\mu$  environ. Dans les autres régions, c'est une lame fibrillaire extrêmement ténue et dans les tentacules elle est réduite à quelques fibrilles seulement. Lorsque l'animal est contracté par la fixation, ces fibrilles sont très ondulées; elles doivent être tendues et étirées lorsque l'animal est en extension. Cette lame fibrillaire est à peu près acellulaire et il faut bien chercher pour trouver, çà et là entre les fibrilles, un petit noyau très allongé, peu chromophile, appartenant à une cellule dont on distingue mal le cytoplasme, cellule que les auteurs décrivent comme fibroblaste.

Nous n'avons jamais pu mettre en évidence de processus athrocytaires au niveau de la mésoglie. Nos essais d'injections de colloïdes ont été pratiqués sur des femelles de *Bunodeopsis* et sur de jeunes anémones chez lesquelles la mésoglie est assez développée. Après certaines injections massives au bleu trypan, par exemple, les fibrilles sont bleu-violacé, fortement imprégnées par le colorant, mais sans qu'aucun des éléments cellulaires du voisinage ne manifeste le moindre pouvoir athrocytaire. Ici encore, comme pour les cellules migrantes de l'ectoderme citées plus haut, il faudrait reprendre la technique des injections sur des espèces d'actinaires beaucoup plus grandes pour pouvoir résoudre la question.

### C. LES CELLULES ATHROCYTAIRES DE L'ENDODERME.

#### a) *Description histologique de l'endoderme en général.*

L'endoderme est essentiellement constitué par un réseau cellulaire lâche renfermant dans ses mailles de grosses cellules sphériques. Ces dernières ont 8  $\mu$  de diamètre et sont de beaucoup les plus grosses cellules de l'organisme de *Bunodeopsis* (chez *Anemonia*, elles atteignent 10-11  $\mu$  de diamètre). Leur cytoplasme renferme de nombreuses vacuoles de grandeurs variables et des granulations

pigmentées en brun-orange plus ou moins foncé. Le noyau, petit, presque toujours accolé à une grosse vésicule, s'incurve souvent un peu à la surface de celle-ci. La membrane nucléaire est nette et le matériel chromatique est constamment représenté par une quinzaine de corpuscules ovalaires, régulièrement disposés (Pl. 1, fig. 2). Ce noyau donne à première vue, la curieuse impression de chromosomes en perpétuelle métaphase, à l'intérieur d'une membrane nucléaire parfaitement dessinée. Ces granulations se colorent intensément par l'hématoxyline et donnent une réaction de Feulgen très positive, révélant ainsi l'existence d'acide thymonucléique dans leur constitution <sup>1</sup>.

Ces cellules à pigment vacuolisées, ont tout à fait l'apparence de cellules digestives et le pigment qu'elles renferment serait à rapprocher des pigments digestifs. On les trouve partout dans l'endoderme, mais elles sont plus ou moins nombreuses suivant les régions. Dans les tentacules, elles sont disposées en une ou deux couches seulement, tandis que dans l'endoderme des gibbosités et à la base des septa, elles sont entassées sur six ou sept rangs et plus; c'est leur accumulation dans ces régions qui confère aux gibbosités leur coloration brunâtre caractéristique. Ces cellules sont contenues dans les mailles d'un réseau irrégulier à petits noyaux ovalaires dont les éléments superficiels forment un revêtement épithélial continu (Pl., 1 fig. 2). Il est difficile, à première vue, de dire si ce dernier est cellulaire ou s'il s'agit d'un dispositif plasmodial. Dans la zone superficielle, on croit deviner parfois des limites cellulaires, mais elles sont toujours peu nettes. Chez *Bunodeopsis* et chez les jeunes anémones que nous avons étudiées, nous n'avons pas trouvé de ciliation superficielle à la surface de l'endoderme, alors que Pax, dans l'article qu'il consacre aux Actinaires dans le traité de zoologie de KUCKENTHAL, décrit l'endoderme des actinaires comme étant cilié; nous n'avons pas non plus trouvé de cellules glandulaires ni de cellules sensorielles au niveau de l'endoderme. Dans sa partie profonde, le réseau endodermique est attaché par des prolongements protoplasmiques, sur la lame mésoglique et forme, ici encore, une zone lacunaire moins développée, toutefois, que la zone lacunaire ectodermique et qui ne semble pas contenir d'éléments

---

<sup>1</sup> Il est curieux de constater que ces cellules sphériques sont en général considérées, dans les schémas de l'endoderme figurés dans les traités de zoologie comme des noyaux des cellules endodermiques.



cellulaires libres comparables aux cellules « migrantes » décrites du côté ectodermique.

b) *Résultats expérimentaux.*

Lorsque les colorants colloïdaux ayant pénétré par la voie buccale, entrent en contact avec l'endoderme dans n'importe quelle région de la cavité gastrique, ils sont immédiatement captés par les éléments du réseau endodermique (Pl. 1, fi. 2), tandis que les grosses cellules sphériques à pigment n'en fixent jamais. Les processus athrocytaires varient quelque peu selon la nature du colloïde utilisé. Dans le cas du bleu de Prusse, le colorant s'accumule dans les cellules sous forme de fines granulations, tandis que le bleu trypan et le saccharate de fer tendent à se concentrer sous forme de petits floculats. Si la quantité de colloïde captée est grande, les cellules sont bourrées de granulations et prennent une forme irrégulièrement bosselée. Ce fait semble démontrer que le réseau endodermique qui paraissait à première vue plasmodial, doit être de structure cellulaire, à la surface tout au moins, car si tel n'était pas le cas, on devrait vraisemblablement avoir une répartition plus uniforme du colloïde dans tout le réseau. Ces processus athrocytaires peuvent être constatés dans toutes les régions de l'endoderme; intérieur des gibbosités et des tentacules, partie interne du calice, région pédieuse ou péristome, sur les faces latérales des septa et des mésentéroïdes.

c) *L'endoderme des mésentéroïdes.*

Il existe cependant une région où les phénomènes de colloïdopexie sont plus particulièrement actifs, à savoir près du bord libre des mésentéroïdes. Au point de vue histologique, chaque mésentéroïde, qu'il soit macro- ou micromésentéroïde, est constitué par une lame mésoglique recouverte de part et d'autre d'endoderme. Cet endoderme contient, dans sa partie profonde; d'une part, de nombreuses cellules musculaires, disposées plus ou moins transversalement, assurant les mouvements propres du mésentéroïde et, le long de sa ligne d'attache sur le calice, d'autre part, un gros muscle longitudinal qui se prolonge dans l'un des tentacules en formant le muscle rétracteur de ce dernier. Les petits mésentéroïdes stériles ne possèdent pas ce muscle longitudinal. Dans les mésentéroïdes fertiles, les éléments sexuels mâles ou femelles se développent dans la partie lacunaire de l'endoderme aux dépens des cellules



profondes du réseau endodermique, dans une zone située immédiatement en avant du muscle rétracteur du tentacule. Dans cette région gonadique, le mésentéroïde devient très épais et déformé, chez la femelle surtout, par la présence de nombreux ovocytes à différents degrés de maturité; les cellules sphériques digestives y font défaut.

Le bord libre des mésentéroïdes, qu'ils soient fertiles ou stériles, possède une architecture tout à fait particulière. Il est élargi et découpé par deux profondes incisures longitudinales qui, sur coupe transversale, donnent à ce bord une apparence trifoliée (Pl. 1, fig. 3). A ce niveau, la lame mésoglique du mésentéroïde devient trifide, chacune de ses ramifications constituant la charpente de l'un de ces trois plis. Ce triple repli a reçu le nom d'ourlet ou de filament marginal. Dans les petits mésentéroïdes abortifs, cet aspect trifide n'est pas toujours réalisé, l'ourlet peut être bifide ou simple. La partie inférieure libre des septa principaux est également ourlée d'un filament marginal de même structure. Le sommet du pli est recouvert d'un épithélium haut, sérié, cilié, riche en cnidoblastes et en cellules glandulaires, morphologiquement identique à l'épithélium ectodermique du péristome ou de l'œsophage (Pl. 1, fig. 3). Sur les septa principaux, cette bordure épithéliale d'apparence ectodermique peut s'expliquer par le fait que la portion libre du septa est en continuité directe avec l'épithélium de l'œsophage. Sur les mésentéroïdes, qui apparaissent comme de petits bourgeons longitudinaux de la face intérieure du calice, l'origine de cet épithélium d'apparence ectodermique pose un problème difficile à résoudre.

La région endodermique qui fait immédiatement suite à l'épithélium de type ectodermique du sommet de l'ourlet est de beaucoup la plus intéressante (Pl. 1, fig. 3 et 4). Le réseau endodermique y présente un aspect particulièrement lacuneux mais ne contient que peu de cellules sphériques à pigment typiques. On y trouve, par contre, de nombreuses cellules qui paraissent être des formes jeunes, immatures, des cellules à pigment. Ces cellules sont plus ou moins arrondies, de taille variable, les plus grosses, de 6-7  $\mu$  de diamètre, contenant quelques vacuoles, voire même un peu de pigment; leur noyau ne présente pas les caractéristiques si spéciales des cellules à pigment adultes, mais sont comparables à ceux des cellules réticulaires. Nous n'avons jamais constaté de phénomènes

de divisions cellulaires mitotiques ou amitotiques dans cette région, qui nous semble cependant devoir être interprétée comme une zone néogène de formation des cellules à pigment.

d) *L'athrocytose expérimentale dans la zone néogène des mésentéroïdes.*

C'est dans cette région que les processus de colloïdopexie sont les plus intenses. Lorsqu'une grande quantité de colloïde a pénétré par voie buccale dans la cavité gastrique, on repère, sur coupe, exactement l'étendue de la zone néogène, au faible grossissement déjà, toute la région située immédiatement en arrière de l'ourlet marginal apparaissant cravatée d'une large bande bleue (Pl. 1, fig. 3 et 4). Toutes les cellules qui constituent l'endoderme de la zone néogène sont des athrocytes extrêmement actifs: les cellules de revêtement bordant la cavité gastrique comme les cellules réticulaires et les cellules arrondies plus ou moins volumineuses de la couche lacunaire. Mais ce sont surtout les cellules sphériques jeunes et même celles qui contiennent déjà des traces de pigment qui captent les colloïdes avec le plus d'activité et elles apparaissent sur coupes comme des sphérules bleues (Pl. 1, fig. 4).

On peut émettre plusieurs hypothèses pour tenter d'expliquer cette localisation particulière du processus d'athrocytose. Tout d'abord, la position anatomique des septa et des mésentéroïdes: tout le colorant pénétrant par voie orale doit fatalement immédiatement imbiber le bord libre des cloisons septales et des mésentéroïdes et il n'est pas étonnant que la première étape de la colloïdopexie se fasse à ce niveau. Cependant, fait curieux, nous n'avons jamais observé d'athrocytose dans l'épithélium prismatique, sérié, cilié, ourlant les filaments marginaux sur lesquels doivent tomber en premier lieu les granulations colloïdales, or cet épithélium est morphologiquement analogue à celui à propriétés athrocytaires si accusées du péristome. Cela est peut-être dû au fait que l'épithélium de l'ourlet marginal, très riche en cellules glandulaires et en cnidoblastes, contient relativement peu de cellules épithéliales banales. Entre les décharges des nématocytes et la sécrétion glandulaire active, les rares cellules épithéliales n'ont peut-être pas grande chance d'exercer leurs propriétés athrocytaires.

Il semble donc que, en dehors de toute question de position anatomique, cette région à caractère néogène des mésentéroïdes soit une région élective pour le processus d'athrocytose. Nous avons constaté

ce fait aussi bien chez *Bunodeopsis* que chez *Anemonia sulcata*: dans cette dernière espèce, les mésentéroïdes étant de plus grande taille, les images sont encore plus démonstratives. Dans cette zone néogène, ce sont les cellules sphériques digestives jeunes à tous les stades de leur évolution qui jouissent des propriétés athrocytaires les plus accusées; elles sont toutes capables d'emmagasinier d'étonnantes quantités de colloïdes. Pour arriver dans la zone lacunaire profonde qui renferme ces athrocytes actifs, les colloïdes doivent traverser le revêtement superficiel banal commun à tout l'endoderme et le passage des colloïdes à travers ces cellules doit aussi être particulièrement actif et rapide, car en effet, ces cellules de revêtement ne contiennent jamais de très grandes quantités de colloïdes, elles ne sont pas bourrées de granulations et donnent l'impression de ne pas accumuler les colloïdes mais simplement de les capter et de les faire passer dans la profondeur aux athrocytes actifs de la zone lacuneuse à caractère plus particulièrement néogène. L'étendue de cette zone néogène dans chaque mésentéroïde est toujours fort limitée et ne dépasse guère 100 à 120  $\mu$  de longueur. Dès qu'on en sort, on retrouve sur chaque face latérale du mésentéroïde la structure banale de l'endoderme riche en grosses cellules digestives parfaites et où les processus athrocytaires sont comparables à ceux décrits pour l'endoderme en général.

## 5. DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Il ressort de nos expériences que, chez les actinies (*Coelenterata Hexacoralliae*) les processus de colloïdopexie sont très actifs. Cette fonction physiologique est l'apanage des cellules les moins différenciées, tant dans l'ectoderme que dans l'endoderme. Les seules cellules athrocytaires de l'ectoderme sont les cellules épithéliales banales, à potentialités probablement multiples. Les cellules ectodermiques hautement différenciées, à fonction spécialisée: cellules glandulaires, cnidoblastes, cellules nerveuses, cellules musculaires, sont incapables de capter les colloïdes. Parmi tous les éléments cellulaires ectodermiques, les cellules épithéliales banales représentent vraisemblablement les cellules souches, capables d'assurer constamment le remplacement des cellules spécialisées



vieillies. C'est leur évolution dans le sens cnidoblaste qui doit être la plus active puisque l'on admet généralement qu'un nématocyte ayant déchargé son filament est incapable de refermer son appareil urticant et que la cellule tout entière est plus ou moins rapidement éliminée.

De même dans l'endoderme, les seules cellules athrocytaires (en dehors de la zone néogène des mésentéroïdes) sont les cellules peu différenciées du réseau endodermique, tandis que les grosses cellules rondes à pigment qui, avec leurs nombreuses vacuoles, semblent bien être affectées aux fonctions digestives, ne manifestent jamais de propriétés athrocytaires.

Nous n'avons pas, au cours de nos expériences, mis en évidence des phénomènes d'athrocytose élective, comparables à ceux signalés chez l'escargot (Du Bois, 1942) ou chez la grenouille (LISON et SMULDERS, 1949). Les cellules épithéliales ectodermiques comme les athrocytes endodermiques ont fixé indifféremment et avec la même intensité les trois colloïdes. Toutefois, il existe une différence dans le mode d'emmagasinement de ces colloïdes dans le cytoplasme des cellules athrocytaires endodermiques puisque, comme nous l'avons signalé plus haut, le bleu de Prusse est fixé sous forme de très fines granulations, le saccharate de fer floccule en très petits agrégats tandis que les flocculats de bleu trypan forment des masses plus volumineuses. Nous avons déjà constaté le même fait chez l'escargot (Du Bois, 1942) et de nombreux auteurs ont signalé cette floculation caractéristique du bleu trypan dans les cellules athrocytaires. L'explication de cette différence dans le mode de fixer les trois colloïdes utilisés doit probablement être recherchée dans la nature chimique ou physique des colloïdes eux-mêmes.

Enfin, il est remarquable de constater que, chez les actinies, il existe déjà des territoires anatomiques bien définis, où semble se concentrer l'activité athrocytaire. Chacun de ces territoires correspond très exactement à la zone néogène qui existe dans chaque mésentéroïde, si abortif soit-il, directement au-dessous de l'ourlet marginal, zone qui possède un métabolisme très actif et assure normalement la formation continue de nouvelles cellules digestives à pigment. Dès qu'un colloïde d'origine exogène pénètre dans la cavité générale, il doit être amené par le mouvement ondulatoire propre des filaments marginaux, au contact de la zone néogène. Tous les éléments qui la constituent, les cellules réticu-



lares souches comme les cellules arrondies plus ou moins volumineuses, en train de se différencier en cellules à pigment, sont capables d'interrompre brusquement leur évolution normale pour se transformer en athrocytes.

Nous n'avons jamais pu mettre en évidence des processus de colloïdopexie au niveau des rares éléments cellulaires de la mésoglie considérée généralement comme l'équivalent du mésoderme des autres animaux. La mésoglie, essentiellement constituée par un appareil fibrillaire rigide de soutien, extrêmement pauvre en cellules, est certainement un territoire à métabolisme peu actif, sauf peut-être dans les régions sous-musculaires. Dans les conditions physiologiques normales, des colloïdes d'origine exogène ne peuvent l'atteindre, puisque l'ectoderme et l'endoderme qui recouvrent de part et d'autre la lame mésoglique opposent une barrière infranchissable au passage des particules colloïdales. Il est dès lors facile de concevoir que les très rares cellules de la mésoglie ne soient pas des athrocytes.

Il ressort de notre étude que, chez des animaux aussi primitifs que les actinies, le processus physiologique de l'athrocytose est déjà réalisé et fonctionne comme chez les animaux supérieurs. Des cellules très diverses: cellules épithéliales, cellules réticulaires, cellules digestives jeunes en voie de différenciation, sont capables de se transformer en athrocytes dès qu'elles se trouvent en contact avec des colloïdes d'origine exogène. Le fait qu'il existe chez les actinies des régions anatomiquement bien définies où les fonctions athrocytaires sont spécialement actives — zone néogène des mésentéroïdes — offre un intérêt tout particulier et permet de faire certains rapprochements avec le système réticulo-endothélial des vertébrés. La zone néogène des mésentéroïdes, considérée d'un point de vue purement morphologique, a bien des traits communs avec un tissu réticulaire, tel que la moelle osseuse ou le tissu lymphatique d'un ganglion, par exemple, à savoir: un réseau cellulaire à éléments peu différenciés, à potentialités multiples, à fonctions athrocytaires fort actives, refermant dans ses mailles les cellules qui en dérivent à divers degrés de leur évolution. Il est intéressant de constater que la fonction athrocytaire semble être souvent liée, même chez les animaux les plus inférieurs, à une structure réticulaire.

## 6. RÉSUMÉ

Chez les actinaires, des processus d'athrocytose comparables à ceux connus chez les animaux supérieurs ont été mis en évidence. Ces fonctions athrocytaires sont assumées dans les deux espèces étudiées: *Bunodeopsis strumosa* et *Anemonia sulcata*, par les cellules les moins différenciées de l'ectoderme et de l'endoderme. Toutes les fois que l'ectoderme se trouve, dans n'importe quelle région du corps, au contact d'un colloïde, les cellules épithéliales ciliées, qui forment la majorité des éléments de revêtement ectodermique, captent énergiquement les particules colloïdales. Les cellules différenciées à fonctions spécialisées: cnidoblastes, cellules glandulaires, nerveuses ou musculaires, sont incapables de colloïdopexie. Si un colloïde est introduit par voie orale dans la cavité générale, les granulations colloïdales sont énergiquement fixées par les cellules endodermiques les moins différenciées; ces cellules forment un vaste réseau à mailles plus ou moins lâches, dans lesquelles se logent les cellules digestives sphériques à pigment, éléments hautement différenciés qui ne manifestent jamais de propriétés athrocytaires. Dans les deux espèces d'actinaires étudiées, il existe, dans chaque mésentéroïde, une zone où les phénomènes athrocytaires sont particulièrement intenses. Cette bande longitudinale, située directement en arrière de l'ourlet marginal, délimitant le bord libre du mésentéroïde, est une région de l'endoderme à fonctions néogènes dans laquelle se différencient les grosses cellules digestives endodermiques. Elle est constituée par un réseau assez lâche de cellules réticulaires dans les mailles duquel on trouve des cellules sphériques libres à divers degrés de leur transformation en cellules digestives. Dans cette région, toutes les cellules qui ne contiennent pas encore de pigment jouissent de propriétés athrocytaires très marquées et fixent énergiquement tous les colloïdes d'origine exogène.

Chez les actinaires, il n'y a pas de colloïdopexie sélective, tous les athrocytes fixant indifféremment les colloïdes à très petites particules (bleu trypan, diamètre des particules 6,5 Å) ou à particules de plus gros diamètre (saccharate de fer, 24,6 Å et bleu de Prusse, 115,8 Å).

Dans la zone néogène endodermique cependant, les athrocytes n'emmagasinent pas les trois colloïdes sous la même forme. Le bleu trypan floccule à l'intérieur du cytoplasme en gros agrégats qui donnent à la cellule athrocytaire un aspect muriforme caractéristique, tandis que le bleu de Prusse imprègne uniformément tout le cytoplasme. Le saccharate de fer floccule en petits agrégats et confère à la cellule un aspect finement granulaire.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1884. ANDRES, A. *Le Actinie*. Atti R. Accad. dei Lincei serie III, vol. 14.
1942. DU BOIS, A.-M. *Contribution à l'étude de la colloïdopexie chez l'escargot*. C. R. Soc. physique et Hist. nat., vol. 59, pp. 41-45, Genève.
1942. — *Colloïdopexie élective des cellules conjonctives de l'escargot*. Revue Suisse de Zoologie, Vol. 49, pp. 190-193.
1946. — *Athrocytose et transfert des colorants colloïdaux et du pigment chez l'embryon et le têtard de grenouille*. Rev. suisse de Zool., vol. 53, pp. 1-31.
1905. DUERDEN, J. E. *On the habits and reactions of crabs bearing Actinians in their claws*. Proc. Zool. soc., 1905. London.
1895. FAUROT, L. *Etudes sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies*. Arch. Zool. exp. et gén. Série 3. Vol. 3.
1903. — *Développement du pharynx, des coupes et des paires de cloisons chez les Hexactinies*. Arch. Zool. exp. et gén. Série 4, Vol. 1.
1907. — *Nouvelles recherches sur le développement du pharynx et des cloisons chez les Hexactinies*. Arch. Zool. exp. et gén. Série 4, Vol. 6.
1934. GÉRARD, P. et. CORDIER, R. *Sur le rapport existant entre le maximum d'athrocytose et la dimension des particules résorbées dans les néphrons ouverts*. C. R. soc. biol. Vol. 115, pp. 199-202.
1879. HERTWIG, R. et O. *Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems untersucht*. Jenaische Zeitsch. f. Naturwiss. Bd. 13.
1949. LISON, L. et SMULDERS, J. *Les éléments discriminants du système R. E. chez la grenouille*. C. R. soc. biol. Vol. 143, pp. 573-575.
1925. PAX, F. *Hexacoraillia*. Ds. Handbuch der Zoologie. W. Kückenthal et Th. Krumbach. Vol. 1. 1923/25. Gruyter et Co., Berlin, pp. 770-901.

## EXPLICATION DE LA PLANCHE 1.

Fig. 1. *Bunodeopsis strumosa* après 24 heures d'immersion dans une solution de bleu trypan à 5<sup>0</sup>/<sub>00</sub>. Athrocytose au niveau de l'ectoderme du disque pédieux. — Les cellules épithéliales ciliées sont bourrées de granulations de bleu trypan. Les cellules ectodermiques plus profondes de la couche lacuneuse en contiennent également un peu.  $\times 1500$  app.

FIG. 2. *Bunodeopsis strumosa*. Athrocytose au niveau de l'endoderme d'une gibbosité après 18 heures d'immersion dans une solution colloïdale de bleu trypan à 5<sup>0</sup>/<sub>00</sub>. Les cellules du réseau endodermique ont capté les granulations colloïdales. Les grosses cellules sphériques digestives à pigment n'en contiennent pas.  $\times 1000$  app.

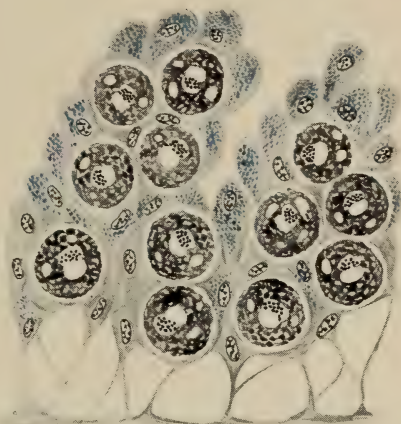
FIG. 3. *Bunodeopsis strumosa*. Section transversale d'un micromésentéroïde d'un individu immature; la figure montre la structure trifide du bord du mésentéroïde. La base de chacune des trois ramifications constitue la zone néogène dans laquelle les phénomènes athrocytaires sont les plus intenses. Toutes les taches noires de différentes grandeurs, représentent des athrocytes. Au dessus de la zone néogène, l'endoderme cède brusquement la place à un épithélium du type ectodermique à hautes cellules sériées ciliées, riche en cnidoblastes et en cellules sécrétantes. La portion encadrée correspond à la figure 4.  $\times 300$ .

FIG. 4. *Bunodeopsis strumosa*. Détail de la zone néogène d'un mésentéroïde, après immersion de l'animal pendant 24 heures dans une solution de bleu trypan à 5<sup>0</sup>/<sub>00</sub>. Les fibrilles mésogliques sont imprégnées de bleu et toutes les cellules endodermiques, exception faite des cellules digestives complètement différenciées, ont fixé de grandes quantités de bleu. Dans les cellules en voie de différenciation, de taille très variable, le bleu trypan est fixé sous forme de gros flocculats.  $\times 1000$  app.





1



2



3



4



# La formule chromosomique de *Microtus orcadensis* Millais

## Remarques méthodologiques et discussion critique

par

**Robert MATTHEY**

Avec 5 figures dans le texte.

### SOMMAIRE

	Page
Introduction . . . . .	201
Détermination de la formule chromosomique . . . . .	203
La cytologie comparée du genre <i>Microtus</i> . . . . .	207
Discussion . . . . .	209
Conclusions . . . . .	211
Auteurs cités . . . . .	212

### INTRODUCTION

Pour faire suite aux investigations que je poursuis sur la cytologie comparée des *Microtinae* (1949, 1950), j'ai désiré établir les conditions chromosomiques de *Microtus orcadensis* Millais, espèce intéressante par sa localisation géographique étroite. En effet, *M. orcadensis* est rattaché par les systématiciens (ELLERMAN, 1941) au groupe de *M. arvalis* Pallas dont aucun représentant ne se rencontre en Angleterre, en Ecosse ou en Irlande. L'archipel des Orcades héberge donc des Campagnols dont les plus proches

parents se rencontrent dans les îles de la Manche (*M. sarnius* Miller) et en France (*M. arvalis*). Cette disjonction géographique a suggéré à HINTON (BARRETT-HAMILTON, 1910) que les ancêtres de *M. orcadensis* étaient venus de France en Grande-Bretagne, à la fin du Pléistocène, puis qu'ils avaient été refoulés vers le nord pour se confiner finalement dans leur habitat insulaire actuel où ils se trouvent soustraits à la concurrence d'un autre Campagnol, le *M. agrestis* L.

Du point de vue cytologique, il était intéressant d'examiner si la formule chromosomique de *M. orcadensis* rappelle, ou non, celle de *M. arvalis*, cette dernière ayant été établie par MATTHEY et RENAUD (1935) et par RENAUD (1938).

Grâce à l'obligeance du Dr HINDLE, président de la Zoological Society — auquel je réitère ici l'expression de ma reconnaissance — j'ai reçu, au début de 1949, quelques *M. orcadensis*, ce qui m'a permis de fixer, par la suite, les ovaires de deux femelles ainsi que les testicules de trois mâles et de plusieurs nouveau-nés. Malheureusement, je n'ai pu élucider complètement les conditions cytologiques de ce Campagnol: la fixation s'est révélée irrégulière et le matériel peu favorable. En particulier, je n'ai pu faire aucune observation sur le comportement méiotique des hétérochromosomes. Cependant, la comparaison avec *M. arvalis* est possible et j'aimerais en outre profiter de l'occasion pour exposer un certain nombre de remarques d'ordre méthodologique. En effet, et comme nous le verrons, mes résultats sont en désaccord avec ceux de MULDAL (1947). Ce fait, en lui même, serait de peu d'importance, s'il n'évoquait tout l'aspect technique de la cytologie chromosomique des Mammifères. Depuis des années (MATTHEY, 1936, 38, 49, 50), l'école anglo-saxonne utilise des procédés de recherche qui me semblent depuis longtemps dépassés. Après être restée longtemps fidèle au fixateur de Allen, cette école, représentée actuellement par MULDAL, étudie presque exclusivement des frottis, colorés au carmin acétique, ou bien hydrolysés directement par HCl/N, ou encore fixés par un mélange curieux de carbonate de lithium et d'acide acétique. KOLLER, dans son travail de 1946, a utilisé la méthode MINOUCHI, mais n'a pas, pour autant, rectifié ses numérations de 1938, à propos de *Cricetus auratus*. A mon avis, le « quick work » ne convient pas du tout à l'analyse des conditions chromosomiques chez les Mammifères et conduit, comme je le



montrera tout à l'heure, à des erreurs notables. J'aimerais donc montrer ici, précisément à propos d'un cas incomplètement élucidé, combien la « simple détermination » du nombre des chromosomes est délicate, dès que ce nombre est élevé et dès que le matériel dont on dispose n'est pas aussi satisfaisant et abondant qu'on le voudrait.

#### DÉTERMINATION DE LA FORMULE CHROMOSOMIQUE

Les frottis s'étant révélés de peu d'utilité, je me suis attaché à l'étude de coupes, épaisses de 10  $\mu$ , colorées à l'hématoxyline

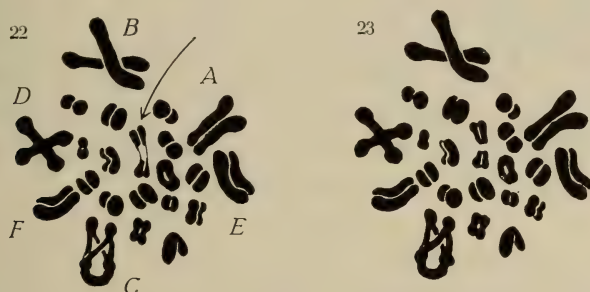


FIG. 1.

*Microtus orcadensis* — a) métaphase I, montrant 22 bivalents dont 6 grandes tétrades (A-F); b) la même, selon une autre interprétation;  $N = 23$ . Hématoxyline.  $\times 4.000$ .

ferrique, au violet de gentiane et au Feulgen; le matériel avait été fixé au Flemming, sans acide acétique.

Chez les trois mâles, les conditions sont très semblables: la spermatogénèse est peu active, les métaphases I relativement rares. De plus, la durée même de la métaphase I semble très brève, car toutes les figures montrent un dédoublement marqué des tétrades (fig. 1). Ce fait complique beaucoup la numération puisqu'il est difficile, particulièrement dans le cas des petits bivalents groupés au centre de la plaque équatoriale, de décider si l'on a affaire à des tétrades, ou déjà à des dyades. Il s'ensuit, qu'étant donné le petit nombre de métaphases I accessibles à l'analyse, aucune certitude ne peut être obtenue. Au cours d'examens préliminaires rapides, j'ai tout d'abord cru (MATTHEY, 1949, p. 70) que MULDAL avait donné le chiffre exact,  $2N = 42$ , puis (MATTHEY,

1950, p. 164) que ce chiffre était de 46. De fait, mes croquis portent les indications suivantes: 22 ou 23, 21, 23, 23, 22 (fig. 1).

La métaphase I la plus claire (fig. 1) ne laisse guère qu'une possibilité d'erreur: il y a 22 ou 23 bivalents. Dans la même figure, on reconnaît aisément 6 grandes tétrades périphériques, A, B, C, D, E, F. A noter que nulle métaphase I ne m'a permis de reconnaître la paire **X-Y** dont la présence est très probable.



FIG. 2.

*Microtus orcadensis* —  
femelle: métaphase II.  
Feulgen. Croquis.

L'étude des premières cinèses est donc décevante: nous en retirons seulement la probabilité d'un nombre **N** de 22 ou 23 et la preuve de l'existence de 6 tétrades de grande taille. Avant de passer aux divisions spermatogoniales, signalons que, dans les coupes d'ovaires, je trouvai une métaphase II très claire (fig. 2) qui montre 22 dyades, sans aucune possibilité d'erreur (fig. 2).

Les divisions diploïdes sont nombreuses: après avoir sélectionné une douzaine de plaques équatoriales, j'ai finalement retenu, pour les présenter ici, deux métaphases si bien fixées qu'il n'y avait, à première vue, pas un seul point douteux (fig. 3 et 4).

La figure 3 *b* reproduit la première esquisse de l'une de ces divisions. Le chromosome **Y** est immédiatement reconnaissable à ses petites dimensions; le dénombrement aboutit au chiffre de 46. Or, l'analyse morphologique montre qu'il n'y a que 11 grands éléments, au lieu des 12 que l'étude des métaphases I faisait prévoir. Un second examen, plusieurs semaines plus tard, me conduisit à l'identification du 12<sup>me</sup> grand chromosome, démembré en deux éléments, lors du premier essai; ceci s'explique par le fait que les deux extrémités renflées de ce métacentrique étaient seules contenues dans le plan équatorial, alors que la région apicale du centromère figure un V perpendiculaire au plan de la préparation et qui, par conséquent, est vu en perspective plongeante. La superposition de l'élément A complique encore l'analyse de ce point (fig. 3 *a*).

Seulement, la reconnaissance du 12<sup>me</sup> grand chromosome ramène le nombre total à 45, valeur si certaine qu'il n'y a qu'une

hypothèse possible pour revenir à un nombre pair d'éléments: c'est que le chromosome **Y** soit en réalité l'extrémité d'un bras de l'autosome placé à sa gauche, bras qui serait achromatique dans sa région proximale (la coloration au Feulgen révèle souvent l'existence de tels segments négativement hétérochromatiques). Cette hypothèse est cependant invraisemblable, car l'**Y** est bien visible dans la plupart des mitoses diploïdes que j'ai examinées.

L'examen de la figure 3 nous amène donc à trois valeurs

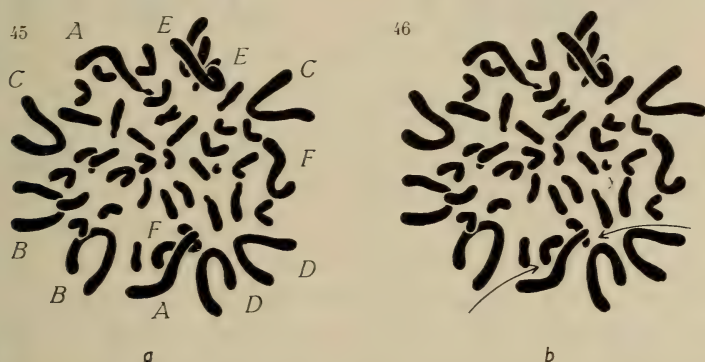


FIG. 3.

*Microtus orcadensis* — Métaphase spermatogoniale, selon deux interprétations possibles; les 12 macrochromosomes sont désignés, en *a*, par les lettres A-F; le décompte aboutit alors à 45 chromosomes; en *b*, 46 chromosomes, dont l'**Y**, sont visibles, mais il n'y a que 11 macrochromosomes. Feulgen.  $\times 4.000$ .

possibles: 44, 45 ou 46. La valeur intermédiaire (45) n'est pas absolument invraisemblable, puisque *M. montebelli* (OGUMA, 1937) possède un **X-0**.

Considérons maintenant la figure 4 *b*: La première étude révèle un point litigieux, et un seul. L'élément désigné par une flèche est-il unique, ou s'agit-il de deux chromosomes placés bout à bout? La première interprétation (élément unique) est d'autant plus douteuse qu'elle nous amène, d'une part à un nombre diploïde impair (43), d'autre part à la mise en évidence d'un 13<sup>me</sup> grand chromosome dépourvu de partenaire, et qui serait alors le chromosome **X**. Mais la comparaison avec la figure précédente ne permet pas cette interprétation. Par contre, la figure 4 *a* propose une solution satisfaisante: nous avons un nombre **2N** de 44 et le chromosome **Y** est bien distinct. Enfin, les 6 couples de grands

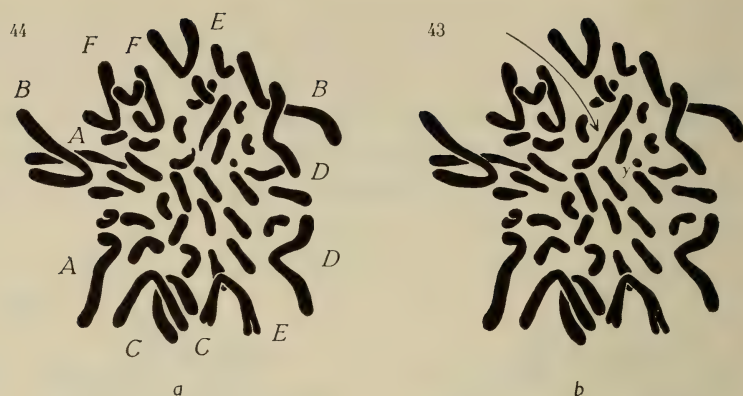


FIG. 4.

*Microtus orcadensis* — Métaphase spermatogoniale, selon deux interprétations aboutissant à 43 (*b*) ou à 44 (*a*) chromosomes. L'interprétation *a* est satisfaisante. Hématoxyline.  $\times 4.000$ .

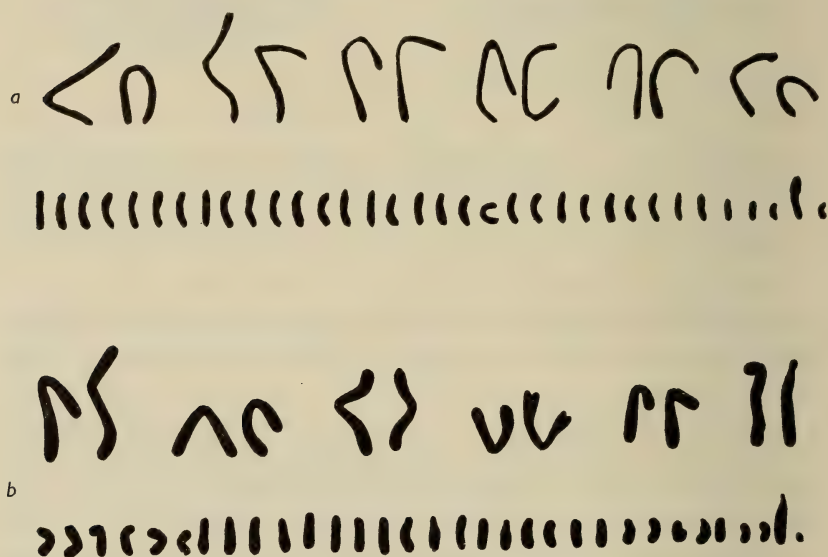


FIG. 5.

Assortiments chromosomiques chez *Microtus arvalis* et *Microtus orcadensis*  
*a*) *M. arvalis*, d'après Renaud (1938); *b*) *M. orcadensis*.

chromosomes sont faciles à identifier, et même, dans une large mesure, à appairer (fig. 5).



Si maintenant nous tirons la conclusion de cette analyse, nous voyons que deux métaphases diploïdes si bien fixées que chacune d'entre elles n'a en somme qu'un seul point litigieux, et par conséquent n'est passible que de deux interprétations, nous nous trouvons en présence de quatre valeurs possibles: 43, 44, 45, 46. En éliminant les chiffres impairs, notre choix peut encore se porter sur 44 ou 46.

Etant donné que, chez *M. agrestis* (MATTHEY, 1950), les métaphases II ovogénétiques, sont, et de beaucoup, les stades qui fournissent l'évidence objective la plus certaine, j'admettrai, en raison du nombre trouvé dans un tel stade, que le *M. orcadensis* a  $2N = 44$  comme formule chromosomique. La présence d'un petit élément impair milite, d'autre part, en faveur d'une digamétie **X-Y** typique. La formule  $2N = 46$  demeure possible, mais tout autre chiffre est exclu.

L'intérêt de cet exposé est, me semble-t-il, d'ordre méthodologique: nous voyons que, pour arriver à une certitude complète, il faudrait avoir un matériel beaucoup plus important. Mais, et c'est là un fait paradoxal sur lequel j'ai déjà attiré l'attention (1949), lorsque nous avons affaire à un matériel difficile, meilleure est la fixation, moins il est possible de parvenir à des dénombrements qui soient toujours les mêmes. En d'autres termes, si nous conservons la notion d'une constance numérique rigoureuse, la courbe d'erreurs d'observation est d'autant moins masquée que la qualité des préparations ne laisse à l'observateur qu'une faible latitude d'interprétation personnelle. On comprend donc pourquoi le théoricien qui tend à subordonner le fait à l'hypothèse aura un dédain instinctif pour les scrupules du technicien.

Et, puisque, dans les cas difficiles, nous réclamons un matériel toujours plus abondant, sans que pour autant toutes nos numérations soient concordantes, nous devons admettre que notre certitude finale sera d'ordre statistique.

#### LA CYTOLOGIE COMPARÉE DU GENRE *Microtus*

Notre propos principal était de vérifier les conclusions des systématiciens, selon lesquelles *M. orcadensis* appartient au groupe de *M. arvalis*. Cette dernière espèce possède 46 chromosomes (fig. 5) dont 12 grands éléments métacentriques (RENAUD, 1938). Le type d'attachement des 32 autosomes de petite taille est difficile

à préciser, chez *M. arvalis*, comme chez *M. orcadensis*; cette dernière espèce semble dotée d'un nombre plus grand de chromosomes méta- ou submetacentriques, que la première. La ressemblance entre les deux génomes est frappante, et typique la distribution en macrochromosomes et microchromosomes. Remarquons une différence relative aux grands éléments: chez *M. arvalis*, ils sont tous métacentriques, alors que l'une des paires de *M. orcadensis* est acrocentrique: il s'agit de la paire A, dont le bras court est peu développé. Nous pouvons donc dire que, par rapport à ce qui s'observe chez *M. arvalis*, les chromosomes de ce couple A ont subi une inversion péracentrique, transférant le centromère vers une extrémité.

La ressemblance caryologique entre les deux espèces est très étroite et justifie leur réunion dans un même groupe systématique. Par contre, la troisième espèce dont les conditions chromosomiques nous soient connues, *M. montebelli* M. E. (OGUMA, 1937), est cytologiquement très éloignée des deux précédentes, par sa digamétie de type **X-O**, et surtout par son petit nombre de chromosomes:  $2N = 31$ . Ce dernier caractère permet au contraire de rapprocher *M. montebelli* de *M. ratticeps* Keys. et Bl. et de *M. kikuchii* Kuroda, chez lesquels MAKINO (1950) a compté 30 chromosomes. D'après ELLERMAN (1941), *M. ratticeps* appartient au groupe de *M. oeconomus* (dont il est d'ailleurs l'espèce typique) alors que les affinités de *M. kikuchii* sont ambiguës. Mais MAKINO estime les deux espèces très voisines.

*M. arvalis* et *M. orcadensis* n'ont pas de rapports avec *M. agrestis* aux hétérochromosomes géants, et, si nous ne considérons que les Campagnols de l'Europe occidentale lesquels, à la seule exception des *Pitymys*, sont tous cytologiquement connus, ils forment un groupement homogène, nettement tranché. En effet, voici comment nous pouvons classer les *Microtus*:

- |                         |                 |  |
|-------------------------|-----------------|--|
| 1) <i>M. nivalis</i>    | $2N = 56$       | <b>X</b> et <b>Y</b> «normaux»; tous les chromosomes acrocentriques.                                 |
| 2) <i>M. agrestis</i>   | $2N = 50$       | <b>X</b> et <b>Y</b> géants; tous les autosomes acrocentriques.                                      |
| 3) <i>M. arvalis</i>    | $2N = 46$       | <b>X</b> et <b>X</b> «normaux»; 12 grands autosomes.   |
| <i>M. orcadensis</i>    | $2N = 44$ (46?) |  |
| 4) <i>M. oeconomus</i>  | $2N = 30$       | <b>X</b> et <b>Y</b> de grande taille; tous les autosomes métacentriques, à l'exception d'une paire. |
| <i>M. kikuchii</i>      |                 |  |
| 5) <i>M. montebelli</i> | $2N = 31$       | <b>X-O</b> ! Autosomes et <b>X</b> comme dans le groupe précédent.                                   |

Quant au *M. townsendii* (CROSS, 1931), il posséderait 50 chromosomes acrocentriques et serait donc voisin de *M. nivalis*; les observations de CROSS ne sont cependant pas très précises.

Confrontant ces résultats avec ceux des systématiciens, nous voyons qu'il n'y a désaccord que sur un seul point: ELLERMAN rattache *M. montebelli* au groupe de *M. arvalis*, alors que nous le rapprochons du groupe de *M. oeconomus*. Cytologiquement, nous n'hésiterions pas à l'incorporer à ce dernier groupe car la différence dans le type de digamétie ne saurait être considéré comme un caractère systématiquement important.

### DISCUSSION

Nous avons trouvé, chez *M. orcadensis*, un nombre  $2N$  égal à 44, ou, moins probablement, à 46. Ce résultat est en désaccord avec celui annoncé par MULDAL en 1947. Il est, à vrai dire, un peu difficile de parler des travaux de cet auteur qui ne sont connus que par les rapports annuels du directeur de la « John Innes Horticultural Institution », publiés de 1947 à 1949. Cependant, comme à l'occasion du livre que j'ai publié en 1949, MULDAL m'a adressé (*Heredity*, 4, 1950) des critiques assez vives, je saisis l'occasion qui se présente pour répondre brièvement, sur les points qui sont en rapports avec le sujet de la présente étude <sup>1</sup>.

MULDAL me reproche d'avoir critiqué à diverses reprises les travaux de KOLLER et de PONTECORVO. KOLLER (1936) ayant compté 28 chromosomes chez *Sciurus carolinensis leucotus*, alors que CROSS (1931) en avait dénombré 48 chez *S. carolinensis caroli-*

---

<sup>1</sup> Je reconnais volontiers que certaines des critiques de MULDAL sont parfaitement justifiées: c'est ainsi que l'omission que j'ai commise en ne citant pas, dans la discussion relative aux chromosomes de l'Homme, le beau travail de LA COUR (1944) est effectivement « sans excuses », d'autant plus que ce travail figurait dans mon fichier. Depuis la parution de mon livre, j'ai retrouvé une quinzaine d'omissions du même genre, sur un total de plus de 650 références. Je comprends moins que MULDAL me fasse dire que les Oiseaux ont une digamétie femelle de type **X-Y**, alors que je leur dénie tous chromosomes sexuels, à l'échelle morphologique, l'opinion inverse étant celle de YAMASHINA qui admet un **X-O**. Moins encore qu'il reproche à un ouvrage dont plus d'un tiers est consacré à une critique serrée des résultats antérieurs, une « piété » excessive vis-à-vis des travaux d'autrui et un conservatisme exagéré. Certes, j'ai conservé une liste de références aussi complète que possible, mais en indiquant dans le texte, tout ce qui, à mon sens, n'a plus de valeur.



*nensis*, j'ai effectivement écrit que le cas n'était pas clair. Or, MULDAL (1947) a confirmé les numérations de KOLLER et estime dès lors la question tranchée. Rappelons ici que KOLLER a incontestablement confondu le matériel Taupe et le matériel Furet (1936) et que sa détermination de la formule chromosomiale de *Cricetus auratus* ( $2N = 38$ ; 1938), bien que confirmée par MULDAL (1947), et réaffirmée par KOLLER lui-même (1946), est erronée, d'après HUSTED, HOPKINS, et MOORE (1945) qui ont compté 44 chromosomes chez ce Rongeur. La confirmation de MULDAL, dans ce cas comme dans celui du *Cricetulus* de PONTECORVO (1943), ne nous paraît pas probante, et ce d'autant moins que MULDAL (1947) a confirmé le chiffre  $2N = 66$ , trouvé par WHITE (1932) chez *Gallus domesticus*, alors que cet Oiseau a 78 chromosomes SUSUKI, 1930; YAMASHINA, 1944).

Ceci m'amène à rectifier, à propos des *Microtus* en particulier, une série d'erreurs de MULDAL. En 1947, il donne pour *Microtus agrestis orcadensis*, un nombre diploïde de 42. Or, dès 1904, MILLAIS a montré que ce Campagnol était une espèce distincte, sans parenté systématique avec *M. agrestis*. D'autre part, *M. orcadensis* possède 44 (46 ?) et non 42 chromosomes. En 1947, encore, MULDAL compte 62 chromosomes chez *Micromys minutus*, Rongeur chez lequel MAKINO (1944) avait établi une formule  $2N = 66$ .

En 1947, MULDAL signale des chromosomes sexuels géants chez un Campagnol qu'il dénomme *M. ratticeps* (*M. oeconomus ratticeps*, en 1949), et auquel il attribue un nombre diploïde de 46. Mais, en 1950, MAKINO décrit les chromosomes de *M. ratticeps* et sa description n'a rien de commun avec celle de MULDAL:  $2N = 30$  et les hétérochromosomes ne manifestent pas de gigantisme ! Entre temps, j'avais retrouvé des chromosomes sexuels géants chez *M. agrestis* qui possède 50 chromosomes (1949, 1950). Supposant que MULDAL avait commis une erreur de détermination, je lui écrivis, et il me répondit qu'une erreur était possible, son matériel lui ayant été expédié, fixé, de Scandinavie. Mais il trouve alors (*in litteris*)  $2N = 50$  chez la race anglaise (*M. agrestis hirtus* Bellamy), chiffre correct, et qui confirme mon décompte chez une race du Rongeur où il trouvait précédemment 46 chromosomes.

Je ne songe pas à reprocher à MULDAL ces erreurs, chacun peut se tromper. Tout au plus peut-on s'étonner, Hertford n'étant pas



si éloigné du British Museum et de ses spécialistes, des fautes de détermination <sup>1</sup>.

Mais il me semble que ces faits prouvent à l'évidence que la détermination des formules chromosomiques des *Microtus* (plus généralement des Mammifères) est difficile et coûte un long travail. Et nous touchons ici la raison principale pour laquelle les résultats de l'école anglaise, dans ce domaine, ne peuvent être enregistrés sans vérification sérieuse: l'attachement de cette école pour le « quick work », son refus obstiné d'utiliser la merveilleuse méthode de MINOUCHI (1928), charge ses contributions d'un handicap technique dont l'école japonaise, comme la mienne, sont affranchis depuis vingt ans. Si, lorsque MULDAL, ou KOLLER, se trouvent en désaccord avec MAKINO ou avec moi-même, *sur des questions de faits*, j'incline à penser qu'ils se trompent, c'est que ces auteurs utilisent un matériel inadéquat à la résolution des problèmes que pose la cytologie mammalienne.

#### CONCLUSIONS

1. *Microtus orcadensis* Millais possède probablement 44, peut-être 46 chromosomes, et non 42.
2. Les 12 macrochromosomes de cette espèce se retrouvent chez *M. arvalis* Pallas et les deux espèces apparaissent cytologiquement comme étroitement apparentées. Une paire (A) de ces macrochromosomes est acrocentrique chez *M. orcadensis*, métacentrique chez *M. arvalis* (inversion péricentrique).
3. Cette conclusion est en accord avec les données des systématiciens.
4. Un petit chromosome Y est bien visible dans les divisions diploïdes. Bien que le comportement méiotique des hétérochromosomes

---

<sup>1</sup> Signalons que si MULDAL s'amuse d'un contresens, heureusement sans importance, que j'ai commis en traduisant le travail de PONTECORVO (1943) et qui m'a fait confondre une mission scientifique avec une mission évangélique, il en a commis un autre en me faisant dire que j'ai trouvé 23 chromosomes dans « at least three cells » de *Sorex araneus*. Ce que j'ai dit, c'est que, pour 3 des 12 meilleures figures (parmi plus de 20) que nous avions sélectionnées avec BOVEY, aucune autre interprétation n'était possible.

mosomes n'ait pu être observé, une digamétie de type **X-Y** est probable.

5. La méthode de MINOUCHI doit être préférée à toute autre dans les recherches sur la cytologie des Mammifères. Les frottis conviennent tout au plus pour une première orientation rapide.

### AUTEURS CITÉS

1910. BARRET-HAMILTON, G. E. H. *A history of british Mammals*. London.
1931. CROSS, J. C. *A comparative study of the chromosomes of Rodents*. Journ. Morph., 52.
- 1940-41. ELLERMAN, J. R. *The families and genera of living Rodents*. London.
1945. HUSTED, L., J. T. HOPKINS, Jr., and M. B. MOORE, Jr. *The X-bivalent of the Golden-Hamster*. Journ. Hered., 36.
1936. KOLLER, P. C. *Cytological studies on the reproductive organs. Chromosome behaviour in the male grey Squirrel (Sciurus carolinensis leucotus)*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 56.
1936. ——— *Chromosome behaviour in the male Ferret and Mole during anoestrus*. Proc. Roy. Soc. London, B. 121.
1938. ——— *The genetical and mechanical properties of sex chromosomes. IV. The golden Hamster*. Journ. Genet., 36.
1946. ——— *Control of nucleic acid charge on the X-chromosome of the hamster*. Proc. Roy. Soc. London, B. 133.
1944. MAKINO, S. *Studies on the murine chromosomes. IV. The karyotypes of the Mole-rat and the Harvest-mouse*. Cyt. 13.
1950. ——— *Studies on murine chromosomes. VI. Morphology of the sex chromosomes in two species of Microtus*. Annot. Zool. Jap., 23.
1935. MATTHEY, R. et P. RENAUD. *Le type de digamétie mâle et les chromosomes chez deux Campagnols*. C. R. S. B., 120.
1950. ——— *Les chromosomes des Vertébrés*. Lausanne.
1950. ——— *Les chromosomes sexuels géants de Microtus agrestis L.* La Cellule, 53.
- 1947-49. MULDAL, S. voir: 38<sup>e</sup>, 39<sup>e</sup> et 40<sup>e</sup> « Annual report ». John Innes Horticultural institution. Hertford.
1937. ORGUMA, K. *Absence of the Y-chromosome in the Vole, Microtus montebelli Edw. with supplementary remarks on the sex chromosomes of Evotomys and Apodemus*. Cyt. Fujji Jub. Vol.
1943. PONTECORVO, G. *Meiosis in the striped Hamster (Cricetulus griseus Milne-Edw.) and the problem of heterochromatin in mammalian sex chromosomes*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, B. 62.

1938. RENAUD, P. *La formule chromosomiale chez sept espèces de Muscardinidae et de Microtinae indigènes*. R. Suisse Zool., 45.
1930. SUSUKI, K. *On the chromosomes of the domestic Fowl*. Zool. Mag., 42.
1932. WHITE, M. J. D. *The chromosomes of the domestic Chicken*. Jour. Genet., 26.
1944. YAMASHINA, Y. *Karyotype studies in birds. I. Comparative morphology of chromosomes in seventeen races of domestic Fowl*. Cyt., 13.
-





10.5 494  
Tome 58

Fascicule 2 (Nos 5-10)

Février 1951

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTTRENS

Assistant de zoologie

au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

---

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1951



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 58. En cours de publication.

	Pages
N° 1. E. GERBER. Über die Rinder-Reste aus den keltisch-römischen Niederlassungen der Engehalbinsel bei Bern . . . . .	1
N° 2. H. BURLA. Systematik, Verbreitung und Oekologie der <i>Drosophila</i> -Arten der Schweiz. Mit 46 Textabbildungen und 17 Tabellen . . . . .	23
N° 3. A.-M. DU BOIS. Etude expérimentale du phénomène de colloïdopexie chez les Actinies ( <i>Cœlenterata</i> ). Avec 1 figure dans le texte et la planche 1 . . . . .	177
N° 4. R. MATTHEY. La formule chromosomique de <i>Microtus orcadensis</i> Millais. Remarques méthodologiques et discussion critique. Avec 5 figures dans le texte . . . . .	201
N° 5. Ralph GANDER. Experimentelle und oekologische Untersuchungen über das Schlüpfvermögen der Larven von <i>Aedes aegypti</i> L. Mit 21 Textabbildungen und 34 Tabellen.	215
N° 6. Rudolf GÖHRINGER. Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel ( <i>Turdus merula</i> L.) und beim Star ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.). Mit 47 Textabbildungen . . . . .	279
N° 7. H.-A. GUÉNIN et M. SCHERLER. La formule chromosomiale du Doryphore <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Stal. Avec 19 figures dans le texte . . . . .	359
N° 8. Ch. JOYEUX et Jean G. BAER. Le genre <i>Gyrocotyle</i> Diesing, 1850 (Cestodaria). Avec 6 figures dans le texte . . . .	371
N° 9. P. BASILEWSKY. Descriptions préliminaires des <i>Carabidae</i> nouveaux recueillis par le Dr A. Monard au Cameroun . .	383
N° 10. S.-L. STRANEO. Descrizione preliminare delle nuove specie raccolte dal Dr Monard della Missione scientifica Svizzera nel Camerun . . . . .	387

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

**Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la Revue Suisse de Zoologie, Muséum d'Histoire naturelle, Genève**

# Experimentelle und Oekologische Untersuchungen über das Schlüpfvermögen der Larven von *Aedes aegypti* L.

von

**Ralph GANDER**

Basel

Mit 21 Textabbildungen und 34 Tabellen.

## INHALTSVERZEICHNIS

### I. *Experimenteller Teil.*

Einleitung . . . . .	216
Vorversuche . . . . .	218
Zuchtmaterial . . . . .	219
Embryonalentwicklung . . . . .	223
Trockenlegung und Trockenheitsresistenz der Eier . . . . .	227
Längenzuwachs frisch abgelegter Eier . . . . .	227
Bedingungen für Nichtaustrocknen . . . . .	231
Austrocknung . . . . .	232
Wiederausbuchtung geschrumpfter Eier . . . . .	233
Lebensfähigkeit geschrumpfter Eier . . . . .	233
Schlüpfen der Larven . . . . .	234
Hypothese . . . . .	234
Versuchsanordnung . . . . .	236
Versuchsubstanzen . . . . .	236
Einfluss der Konzentration des Auslösers . . . . .	242
Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration . . . . .	242
Gemeinsame Wirkung der Auslöser . . . . .	244
Schlüpfen der Larven ausserhalb des Wassers . . . . .	247
Ausfälle . . . . .	247

Schlussfolgerung . . . . .	248
Wirkungsweise der Reduktion . . . . .	248
Bewegungen der Larve im Ei . . . . .	249
Schlüpfakt der Larve . . . . .	249
Diskussion der Resultate . . . . .	250
Résumé des ersten Teiles . . . . .	253

## II. *Biologischer und ökologischer Teil.*

### *Aedes aegypti während der tropischen Trockenzeit.*

Gründe und Ziel der Untersuchungen . . . . .	254
Ort und Zeit der Untersuchungen . . . . .	255
Vorhandensein der Stechmücken . . . . .	257
Natürliche Brutplätze . . . . .	261
Bambus-Gefässe . . . . .	263
Auslösung der Schlüpfreaktion . . . . .	269
Reaktion auf künstliche Auslöser . . . . .	270
Sisal-Plantagen und Gelbfiebermücken . . . . .	271
Résumé des zweiten Teiles . . . . .	274
III. <i>Literaturverzeichnis</i> . . . . .	275

## I. EXPERIMENTELLER TEIL.

### EINLEITUNG.

Zahlreich sind die Arbeiten, die seit der Jahrhundertwende zur Kenntnis der Gelbfiebermücke *Aedes aegypti* (*Stegomyia fasciata*) beitrugen. Seit THEOBALD 1903 [39] ist es bekannt, dass die *Aedes*-Gruppe sich dadurch auszeichnet, dass ihre Eier längere Zeit trocken gelegt werden können, ohne dass ein späteres Schlüpfen der Larven beim Wiederbenetzen der Eier irgendwie verhindert würde. Die Untersuchungen von BACOT 1917-18 [2] förderten eine weitere Eigentümlichkeit zu Tage. Es zeigte sich nämlich, dass aus einer bestimmten Anzahl *Aedes aegypti*-Eier ein sehr wechselnder Prozentsatz von Larven schlüpfte. Als stimulierend erwiesen sich verschiedene Faktoren, wie z. B. Kälteeinwirkung, Wechsel von Trockenlegung und Befeuchtung sowie der Salzgehalt des Wassers. BACOT schloss auch auf eine Beeinflussung des Schlüpfvermögens durch Bakterien und Hefen. Die Interpretation all dieser Er-



scheinungen war aber keineswegs eindeutig, wie auch die Beobachtungen verschiedener Autoren nicht immer übereinstimmten. So beobachteten BACOT 1916 und FIELDING 1919 [2] keinen Unterschied im Schlüpfvermögen der Larven aus untergetauchten und schwimmenden Eiern, während YOUNG [27] konstatierte, dass die zweite Kategorie im Vergleich zur ersten nur sehr selten schlüpft. Noch 1927 charakterisierten P. A. BUXTON und HOPKINS [6] die Situation folgendermassen: „One frequently wants a number of larvae for experimental purposes, all of precisely the same age. In our present state of ignorance one can only secure these accidentally by putting a lot of eggs into suitable water, three-quarters may hatch in one hour, or none may hatch in the first week.“

Im Verlaufe längerer Untersuchungen kam dann E. ROUBAUD 1929 [29] zu dem Schlusse, dass zwei verschiedene Eisorten, nämlich normale *Aëdes*-Eier und sogenannte Dauereier existierten, die beide in wechselnden Prozentsätzen von demselben Weibchen abgelegt werden könnten. Aus den normalen Eiern würden ohne weiteres die Larven nach beendeter Embryonalentwicklung schlüpfen, hingegen benötigten die „Dauereier“ nach ROUBAUD ein mehrfaches und längeres Trockenliegen, bevor die Larven imstande seien, normal zu schlüpfen. Die „Dauereier“ sind nach ROUBAUD „des œufs en condition de surcharge toxique, héritée de l'organisme maternel“ [29]. Die Arbeiten ROUBAUD's bilden den Abschluss einer ersten Periode, denn durch die „Dauereier“ finden viele der vorher widerspruchsvollen Phänomene eine vorläufige Erklärung, ohne dass gesagt werden könnte, es seien alle Erscheinungen restlos geklärt. ROUBAUD liess denn auch die Möglichkeit offen, dass äussere Faktoren bei der Schlüpfreaktion doch noch eine Rolle spielen könnten, was sich in späteren Untersuchungen auch bewahrheitete.

GJULLIN, YATES und STAGE [13] fanden dementsprechend 1939, dass aus Eiern von *Aëdes vexans* und *Aëdes aldrichi* in gewöhnlichem Wasser nur 2% Larven schlüpfen, dass aber durch Zugabe von Pflanzenextrakten, Milch, Hafer oder Rindsleber fast alle Larven zum Schlüpfen veranlasst werden können. Es lag deshalb nahe, an eine Wirkung von Vitaminen, Aminosäuren oder Proteinen zu denken. Die ersten diesbezüglichen Resultate sind 1949 von Geigy und Gander veröffentlicht worden (11).

*Vorversuche.*

Da mir in den „Ekra-Weizenkeimen“, einem Stärkungsmittel wie es in Reformhäusern zu haben ist, ein unverändertes, pflanzliches Produkt bekannt war, das alle die Substanzen enthält, die möglicherweise wirksam sein könnten, schien es geeignet, zu Vorversuchen herangezogen zu werden, um einen Überblick zu gewinnen. So wurde denn zu einer bestimmten Anzahl von *Aedes*-Eiern in 100 ccm Leitungswasser von 25 Grad C. 10 mg Ekra-Keime zugegeben, mit dem Erfolg, dass aus nahezu allen Eiern Larven schlüpften, wie das folgende Auszüge aus Protokollen zeigen:

TABELLE 1. — Mit „Ekra-Keimen“ zum Schlüpfen gebrachte Larven.

Versuch Nr.	Anzahl d. Eier	Geschlüpfte Larven	%-satz
1	40	38	95%
2	60	58	97%
3	100	100	100%
9	40	37	93%
11	90	86	96%

Damit hatten sich die Ekra-Keime als recht wirksam erwiesen und die erhaltenen Resultate stärkten die Vermutung, dass Aussenfaktoren chemischer Natur das Schlüpfen der Larven provozieren.

So bildeten in der Folge die erwähnten Arbeiten mit den Vorversuchen zusammen zur Hauptsache die Grundlage für alle weiteren Versuche. Bevor aber ins Einzelne gehende Untersuchungen über die Schlüpfreaktion der Larven begonnen werden konnten, galt es, die sich vorher abspielenden Prozesse, den gesamten Lebenszyklus der Mücke, ihre Embryonalentwicklung, sowie die Austrocknungsresistenz der Eier abzuklären.

Ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle meinem geehrten Lehrer, Herrn Prof. R. GEIGY unter dessen Leitung diese Arbeit entstanden ist, für seine stete Hilfsbereitschaft, seine umsichtige Beratung und insbesondere dafür, dass er es mir ermöglichte an der Afrika-Expedition des Sommers 1949 teilzunehmen, herzlich zu danken. Es war für mich auch ein grosser Vorteil, im neuen Tropeninstitut mit seinen modernen Klima-Anlagen arbeiten zu

können, da diese für exakte Beobachtungen an tropischen Tieren einfach unerlässlich sind.

Ferner bin ich Mrs. E. C. C. VAN SOMEREN vom Medical Research Laboratory, Nairobi, für die Bestimmung der afrikanischen Stechmücken zu grossem Dank verpflichtet, und nicht zuletzt Frl. L. GREINER für die mit viel Fleiss und Ausdauer ausgeführten, mikroskopischen Zeichnungen.

### ZUCHTMATERIAL.

**Zuchtherkunft:** Alle grundlegenden Versuche wurden mit Stechmücken ausgeführt, die verschiedenen Zuchten von *Aedes aegypti* im Schweizerischen Tropeninstitut, Basel, entstammen. Der erste Stamm geht auf *Aedes*-Eier zurück, die wir im Herbst des Jahres 1945 aus dem belgischen Kongo erhielten. Die zweite Zucht basiert auf nordamerikanischen Gelbfiebertmücken des Sommers 1948 aus New Orleans. Für einen dritten Stamm standen mir, anlässlich der erwähnten Afrika-Expedition, selbstgefangene *Aedes aegypti* aus Mofu und Ifakara in Tanganjika zur Verfügung. Kontrollversuche wurden auch mit Gelbfiebertmücken aus Barquisimeto, Venezuela, ausgeführt, die mir freundlicherweise Frau Dr. A. HERBIG zur Verfügung stellte.

**Zuchtraum:** Eine Klimaanlage gewährleistet für den Mückenzuchtraum von 3,6 m Länge, 3,3 m Breite und 2,5 m Höhe, eine konstante Temperatur von 25—26 Grad C. und eine relative Luftfeuchtigkeit von 85—90%. Drei Neonlampen erhellen den fensterlosen Raum von 6 Uhr bis 18 Uhr.

**Halten der Mücken:** Die adulten Tiere befinden sich in Gazeekäfigen verschiedener Grösse. Der kleinste, verwendete Zuchtkäfig in dem noch normale Begattung und Eiablage stattfinden, hat eine Kantenlänge von  $8 \times 9 \times 4,5$  cm.

**Ernährung der Mücken:** Die Weibchen erhalten alle 1—2 Tage Gelegenheit, auf einem teilweise geschorenen Meeresschweinchen, das sich in einem entsprechenden Käfig befindet, Blut zu saugen. Für Männchen und Weibchen zugleich wird etwas Honigwasser (Honig zu Wasser = 1:2) in einem Glasschälchen mit Watte aufgestellt.

**Eiablage:** Sie erfolgt auf eine mehrfache, gut nass gehaltene Schicht von weissem Fliesspapier in einer Petrischale. Die mit Eiern belegten Fliessblätter werden normalerweise täglich herausgenommen, noch einen Tag lang feucht gehalten und dann datiert, trocken gelegt und im Zuchtraum aufbewahrt, bis sie benötigt werden. Die erste Eiablage frischgeschlüpfter Weibchen erfolgt am 4. bis 5. Tag und zwar entweder nach einer einzigen

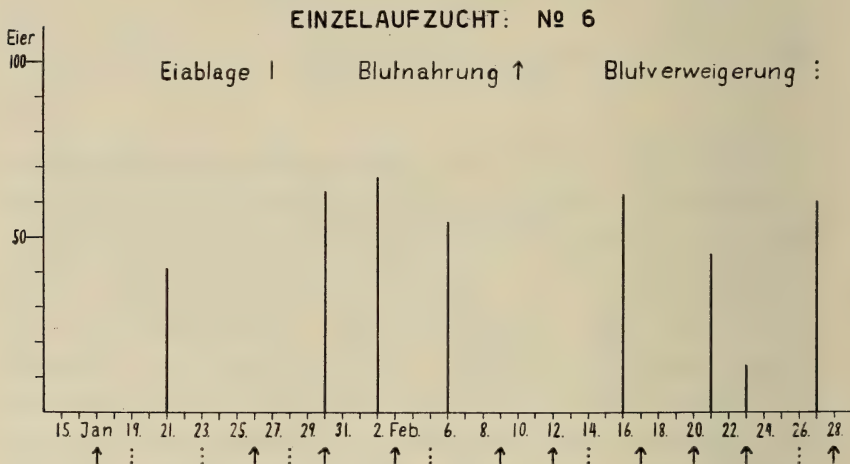


Abb. 1.

Daten einer paarweisen Einzelaufzucht.

oder erst nach 2—3 Blutmahlzeiten; eine Beobachtung, die in der Literatur umstritten ist, da verschiedentlich nur die erste oder die zweite Möglichkeit festgestellt und als einzige angenommen wurde. Die Anzahl der auf einmal abgelegten Eier weist beträchtliche Schwankungen auf und kann von einigen wenigen Eiern bis über 80 betragen, wie die vorstehende schematische Darstellung einer paarweisen Einzelaufzucht zeigt (Abb. 1).

**Halten der Larven:** Diese werden in Becken von 2—3 l Inhalt gehalten. Verwendet wird Leitungswasser von Zucht- raumtemperatur. Zur Ernährung wird täglich etwas fein gesiebte Kleie dem Wasser beigelegt. Als Optimum hat sich die von R. C. SHANNON und P. PUTNAM [37] veröffentlichte Faustregel bewährt, wonach pro Liter Wasser nicht mehr als ca. 100 Larven aufgezogen werden sollen. Die Larvenperiode dauert 1—2 Wochen



## LARVENPERIODE UND VERPUPPUNG.



ABB. 2.

Verpuppungen gleichaltriger Larven: Geschlüpft am 10.2 von 9-11 Uhr.

bei einer Wassertemperatur von 25 Grad Celsius und reichlicher Ernährung, wobei diese eine Hauptrolle spielt neben der Temperatur. Bringt man eine grössere Anzahl von Larven innert 2 Stunden

zum Schlüpfen und zieht diese alle miteinander unter genau den gleichen Bedingungen auf, so ergibt sich doch eine ziemlich breite Zeitspanne von etwa 8 Tagen innert denen die Verpuppungen erfolgen, wie aus der vorliegenden schematischen Darstellung ersichtlich ist (Abb. 2).

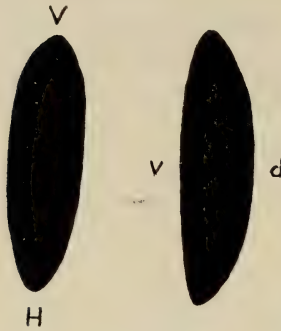


ABB. 3.

- a) V = Vorderpol,  
H = Hinterpol.  
b) d = dorsal,  
v = ventral.

**Zyklus:** Als Mittelwerte ergeben sich im Zuchtraum für die Embryonalentwicklung  $3\frac{1}{2}$ —4 Tage, bei  $30^{\circ}\text{C}$  kann dieselbe auf  $2\frac{1}{2}$  Tage abgekürzt werden, für die 4 Larvenstadien zusammen 1—2 Wochen und für das Puppenstadium  $2\frac{1}{2}$  Tage. Die Lebensdauer der adulten Tiere beträgt für die Weibchen im Durchschnitt  $1\frac{1}{2}$  bis 2 Monate, für die Männchen liegt das Mittel etwas tiefer. Zieht man nun in Betracht, dass Trockenheit die Lebensdauer der Mücken noch weiter

herabsetzt, was allgemein bekannt ist, dann wird ersichtlich, dass *Aedes aegypti* im Adultzustand gar nicht befähigt ist, eine mehrmonatige, tropische Trockenzeit zu überleben, wovon noch im II. Teil die Rede sein wird. Dadurch tritt in vermehrtem Masse die Wichtigkeit einer Trockenheitsresistenz der Eier zu Tage.

**Kopulationen:** Unter den genannten Bedingungen können in einem grösseren Käfig mit vielen Mücken sozusagen ständig Kopulationen beobachtet werden, die schon am ersten Tag nach dem Schlüpfen aus der Puppe einsetzen. Eine Begattung dauert etwa 10 Sekunden, wobei die Weibchen oft in der Luft angefliegen und zum Landen gezwungen werden. Sehr oft versuchen die Männchen auch blutsaugende Weibchen zu begatten, was ihnen in Ausnahmefällen auch gelingt, ohne dass die Blutmahlzeit unterbrochen wird.

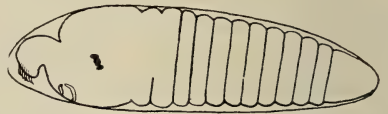


ABB. 4.

Die Lage der schlüpfbereiten  
Larve im Ei.

## EMBRYONALENTWICKLUNG.

**Technik:** Da das Chorion der *Aëdes aegypti* Eier für Fixierungsgemische nicht genügend durchlässig ist, wie das GEIGY [10] auch für *Drosophila* feststellte, wurden die Eier auf einem mit Petrunkevitch getränkten Fliessblatt unter dem Binokular am Hinterende angestochen. Auf diese Weise wird der heraustretende Eiinhalt sofort fixiert, was ein Auslaufen der Eier in den ersten Entwicklungsstadien verhindert. Danach wurden die angestochenen Eier mit ca. 50 Grad warmem Petrunkevitch-Gemisch übergossen und während 12 Stunden fixiert. Die Aufweichung des Chorions erfolgte anschliessend durch verbringen der Eier in Diaphanol-Lösung (wässrige Chlordioxydlös und conc. Schwefelsäure 10:1) während etwa 5 Minuten, bis das Chorion hellbraun geworden ist, vor dem Hinaufführen in der Alkoholreihe. Darauf Methylbenzoat 1½ Tage und Einbettung in Paraffin über Benzol. Schnittdicke 6  $\mu$ , Azanfärbung.

**Orientierung:** Bei der Mehrzahl der Eier ist der etwas stumpfere und breitere Vorderpol ohne weiteres zu erkennen. Etwas schwieriger ist es, die nur etwas stärker gewölbte Dorsalseite von der flacheren Ventralseite zu unterscheiden, ein Merkmal, das nicht immer deutlich ausgeprägt ist und das nach dem Aufweichen des Chorions mittels Diaphanol ganz verschwindet.

**Embryonalentwicklung:** In keiner Arbeit, die sich mit der Schlüpfreaktion der Larven von *Aëdes aegypti* befasst, finden sich Einzelheiten über die Embryonalentwicklung. Das ist wohl vorwiegend auf die nicht geringen technischen Schwierigkeiten zurückzuführen, die zur Hauptsache in der Kleinheit des Objektes und in dem Vorhandensein eines so stark ausgebildeten, schwarzen Chorions zu suchen sind. Doch allein die Annahme ROUBAUD'S, wonach zwei verschiedene Eitypen vorhanden seien, nämlich „Dauereier“ und normale *Aëdes*-Eier, liess es notwendig erscheinen, genauere Angaben über die Embryonalentwicklung zu erhalten. Dazu wurde vorerst einmal eine Übersicht gewonnen dadurch, dass Eier von bekanntem Alter mit Diaphanol durchscheinend gemacht wurden durch Aufhellen während 5—10 Minuten.

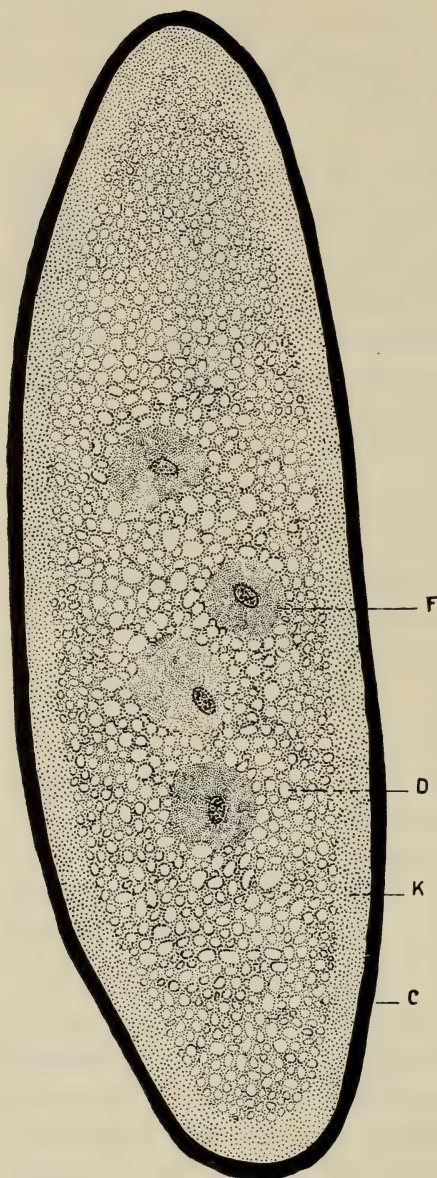


ABB. 5.

Ei im Vierkernstadium:

C = Chorion, D = Dotter,  
F = Furchungskerne mit Plasmahof,  
K = Keimhautblastem.

Im durchscheinenden Licht konnte auf diese Weise in groben Zügen der Verlauf der Entwicklung bereits erkannt werden und es zeigte sich vor allem, dass bei allen Eiern dieselbe zeitlich gleich verläuft und bis zur fertig ausgebildeten, schlüpfbereiten Larve führt. Eine Ausnahme ist nur sehr selten festzustellen bei Eiern die sich überhaupt nicht entwickeln. Durch Serienschritte von  $6\ \mu$  Dicke 12 verschiedener Stadien ergab sich folgender Verlauf der Embryonalentwicklung:

Das Keimhautblastem der frisch abgelegten Eier von *Aedes aegypti* ist ziemlich gleichmässig ausgebildet, mit geringen Plasmakappen an den beiden Polen. Verschieden grosse Dotterkugeln erfüllen das Eiinnere. Etwa  $1\frac{1}{2}$  Stunden nach der Eiablage sind bereits vier von ansehnlichen Plasmahöfen umgebene Furchungskerne (Abb. 5) vorhanden, die sich regelmässig auf das ganze Ei verteilt haben. Es folgen zahlreiche Kernteilungen und etwa 3 Stunden nach der Ablage beginnt die Einwanderung der Kerne ins Keimhautblastem und zugleich erfolgt das Auswandern der Polzellen, in der für die Dipteren charakteristischen Weise [19] (Abb. 6).



Nach weiteren 3 Stunden ist das Blastoderm gebildet und durch seine ventrale Verdickung die Bildung der Keimanlage vorbereitet, die 12 Stunden nach der Ablage durch die rostrale und caudale Umwachsung der Eipole die Form eines Schiffchens

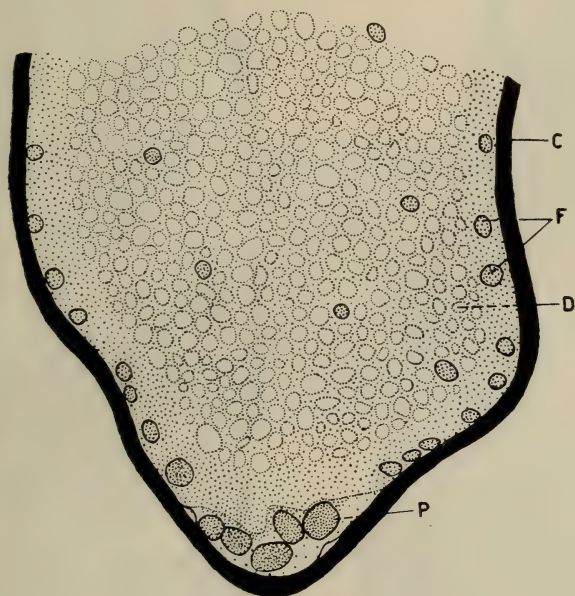


Abb. 6.

Auswanderung der Polzellen:

C = Chorion, D = Dotter, F = Furchungskerne die ins Keimhautblastem einwandern, P = Polzellen.

angenommen hat. Zugleich erfolgte auf der Ventralseite der Länge nach die Einfaltung von Bildungsmaterial. Das Keimstreifende wächst weiterhin dorsalwärts und nimmt die Polzellen durch die Enddarmanlage ins Innere auf. Zur Zeit der stärksten Ausdehnung des Keimstreifens, finden wir sie als Keimzellen in dem eingerollten Schwanzende, welches Stadium im Alter von ca. 24 Stunden erreicht ist (Abb. 7). Die Segmentierung hat im Kopfgebiet begonnen, das Stomodeum ist deutlich ausgebildet und es erfolgt danach die Verkürzung des Keimes auf die Eilänge. Bereits 48 Stunden nach der Ablage ist das Nervensystem in Bildung

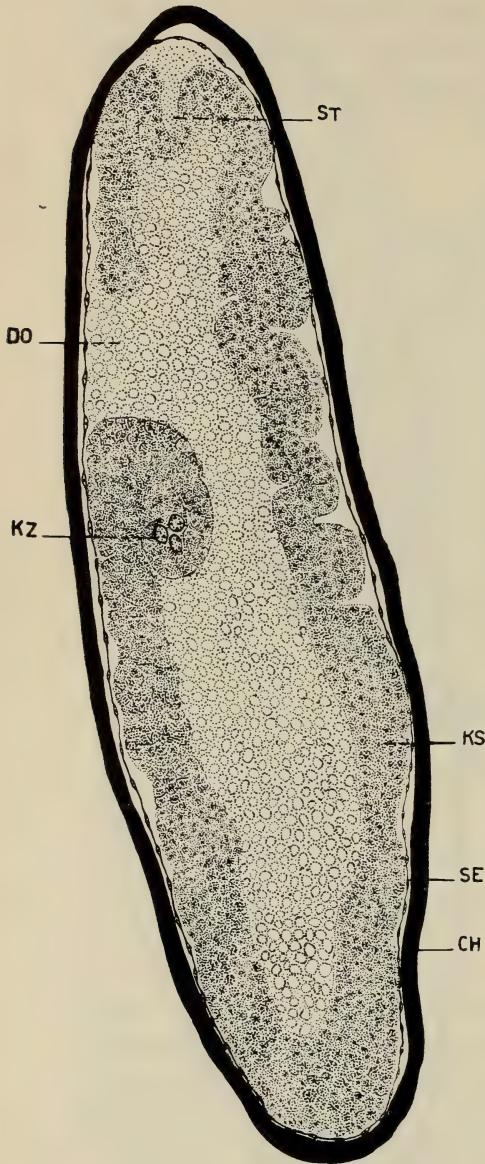


Abb. 7.

Stadium der stärksten  
Dorsalkrümmung:

CH = Chorion, DO = Dotter,  
KS = Keimstreifen,  
KZ = Keimzellen, SE = Serosa,  
ST = Stomodeum.

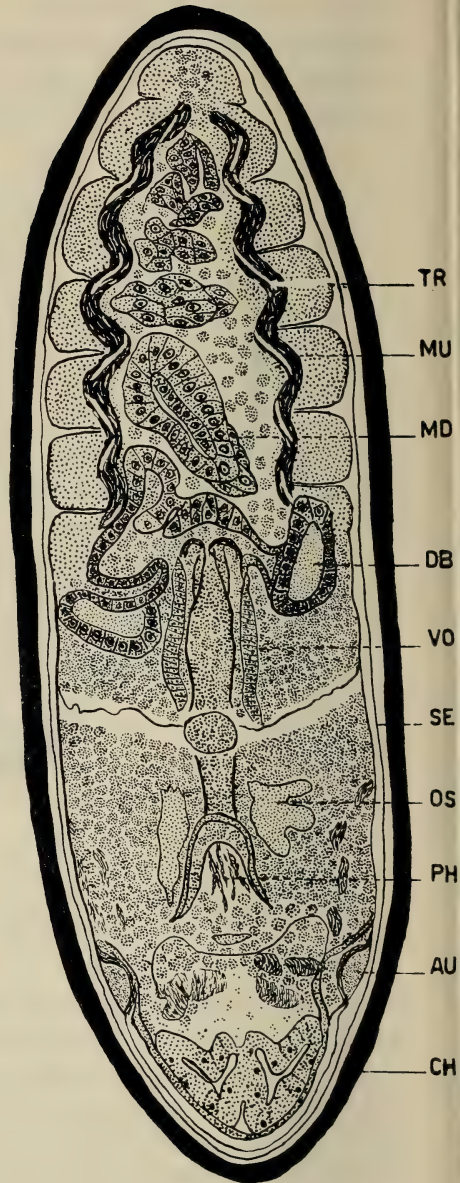


Abb. 8.

Schnitt durch die schlüpf-  
bereite Larve:

AU = Auge, CH = Chorion,  
DB = Darmblindsack,  
MD = Mitteldarm,  
MU = Muskulatur,  
OS = Oberschlundganglion,  
PH = Pharynx, SE = Serosa,  
TR = Haupttrachee,  
VO = Vorderdarmmuskulatur.

begriffen, gefolgt von dem vorläufigen Rückenschluss und der weiteren Ausdifferenzierung der Organe. Die schlüpfbereite Larve im Alter von 90 Stunden erfüllt vollständig das Eiinnere unter normalen Feuchtigkeitsverhältnissen. Sie erscheint stark ineinandergeschachtelt, sodass die Haupttracheen als Wellenlinien erkennbar sind (Abb. 8 und 13).

Insgesamt ist zu der Embryonalentwicklung zu sagen, dass sie ziemlich mit derjenigen der Trauermücke *Sciara coprophila* über-



Abb. 9.

Frisch abgelegte und 1-Tag alte Eier im Vergleich.

einstimmt [19]. Dies gilt sogar für den zeitlichen Ablauf, wobei aber zu berücksichtigen ist, dass die Entwicklung von *Aedes aegypti* durch die Zuchttraumtemperatur von 25—26 Grad C. etwas verlangsamt ist, da das Optimum bei etwa 30 Grad liegt.

## TROCKENLEGUNG UND TROCKENHEITSRESISTENZ DER EIER.

### *Längenzuwachs frisch abgelegter Eier.*

Die Eier der Gelbfiebermücke werden vollkommen weiss und weich auf feuchtes Milieu abgelegt, im Versuch auf feuchtes Fliessblatt, in der Natur auf feuchte Baumrinde, oder wenig oberhalb einer kleinen Wasseransammlung in irgend einem Behälter. Kurz nach der Ablage erscheinen die Eihüllen gläsern und nach 20—30 Minuten ist bereits von blossen Auge eine grauviolette Schattierung



erkennbar, die fortschreitet bis nach  $1\frac{1}{2}$  bis 2 Stunden die vollkommene Schwärzung erreicht ist. Parallel dazu und noch länger andauernd geht ein auffallender Längenzuwachs der Eier, wie dies aus der folgenden Tabelle ersichtlich ist:

TABELLE 2.

Versuch Nr.	Länge * bei Ablage	Breite * bei Ablage	Länge * 2 Std. später	Breite * 2 Std. später	Länge * endgültige	Breite * endgültige	L. zu- nahme in %	Volle L. in mm
136a	27	9	31	9	35	$9\frac{1}{4}$	30%	0,63
	27	9	32	9	36	$9\frac{1}{2}$	33%	0,65
	27	9	32	9	36	9	33%	0,65
136b	28	$8\frac{1}{2}$	32	9	$35\frac{1}{2}$	9	27%	0,64
	27	$8\frac{1}{2}$	$31\frac{1}{2}$	9	35	9	30%	0,63
	27	9	32	9	35	9	30%	0,63
136d	28	9	31	9	35	9	25%	0,63
	27	9	31	9	34	9	26%	0,61
	28	9	32	9	35	$9\frac{1}{2}$	25%	0,63

\* In Messokular-Einheiten.

Daraus geht hervor, dass die frisch abgelegten Eier in den ersten Stunden beträchtlich an Länge zunehmen. Und zwar 26—29% als Durchschnitt von 30 Messungen, wenn die Länge der soeben abgelegten Eier zu 100% angenommen wird. Gleichzeitig ist aber auch festzustellen, dass die Breite, bzw. die Dicke der Eier mit ganz geringen Abweichungen fast gleich bleibt, in einigen Fällen eher noch etwas abnimmt. 2 Stunden nach der Ablage beträgt die Zunahme bereits zwei Drittel der Totalverlängerung, sodass sie zur Hauptsache dem Nachdunkeln und dem fest werden des Chorions parallel geht und danach nur noch langsam fortschreitet, bis ca. 15 Stunden nach der Ablage die endgültige Länge erreicht ist, was auch mit der Zeitspanne übereinstimmt, innert derer die Eier für Austrocknung besonders empfindlich sind, wovon noch die Rede sein wird. Die auffällige Streckungsanisotropie erinnert daran, dass es für Chitin entsprechend der Cellulose auch eine Micellartheorie gibt und wenn auch das Chorion etwas anders aufgebaut zu sein scheint, so ist doch für das „Chorionin“ [47] ebenfalls eine Kettenstruktur anzunehmen, wie das für Chitin der Fall ist.



Die Streckungsanisotropie ist nicht durch die Embryonalentwicklung bedingt, da während der Zeit der stärksten Längenzunahme die Eier sich erst im Stadium des Keimhautblastems und des beginnenden Blastoderms befinden und da zudem Eier die sich überhaupt nicht entwickeln, dieselbe Erscheinung aufweisen. Weiteren Aufschluss gewähren folgende Beobachtungen:

Verbringt man frisch abgelegte Eier auf eine trockene Glasunterlage und sorgt gleichzeitig für eine nahezu zu 100% mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre, im Versuch in einem Glasgefäß, so verläuft der Schwärzungs- und Härtungsprozess des Chorions in den meisten Fällen normal. Infolge Wassermangel beträgt die Längenzunahme aber nur etwa zwei Drittel der üblichen. Dass dieselbe trotzdem noch diese Ausmasse erreicht, ist auf das

TABELLE 3. — *Messungen an Eiern von Culex pipiens.*

Versuch Nr.	Länge * bei Ablage	Breite *	Länge * endgültige	Breite *	L. zunahme in %
63	34,5	7	40	8	16%
	35	7	39	8	11%
	34	7	39	8	15%
	33	8	41	8	24%
	34	7	38,5	8	13%

\* In Messokular-Einheiten.

bei der Ablage oberflächlich angelagerte Wasser zurückzuführen, was durch die Struktur des Exochorions [5] mit seiner starken Oberflächenvergrößerung bedingt ist. Setzt man nämlich die frisch abgelegten Eier nur solange einem Feuchtigkeitsdefizit aus, bis ihre Oberfläche etwas angetrocknet ist, dann genügt auch die nachherige wasserdampfgesättigte Umgebung nicht mehr, das Ei vor gänzlicher Schrumpfung zu bewahren. In diesem Fall unterbleibt auch die Schwärzung, die also offenbar ebenfalls mit einer Wasseraufnahme verbunden ist.

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangt man, wenn frisch abgelegte Eier in Paraffinöl eingetaucht werden. Die Schwärzung und Härtung des Chorions erfolgt normal. Die angelagerte Wassermenge wird aufgenommen und die Eier erreichen  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{2}{3}$  der sonst üblichen Verlängerung.

Während aber im ersten Fall die Entwicklung der Eier trotz

dem teilweisen Wassermangel normal verläuft und zu schlüpf-fähigen Larven führt, wird dieselbe im Paraffinöl auf einem frühen Stadium infolge Luftmangel abgebrochen.

Vorerst wurde vermutet, dass die Wasseraufnahme der frisch abgelegten *Aedes*-Eier gänzlich im Dienste ihrer Trockenheits-resistenz stehe. Vergleichende Messungen mit *Culex pipiens*-Eiern zeigten aber, dass auch diese eine Längenzunahme infolge Wasser-aufnahme nach ihrer Ablage aufweisen, wie das aus der vorher-gehenden Tabelle ersichtlich ist (Tab. 3).

Diese Beispiele zeigen, dass die *Culex*-Eier eine Verlängerung von 11—24%, im Durchschnitt 16% erfahren. Zugleich erfolgt

TABELLE 4. — *Austrocknungs-Versuch.*

Versuch Nr. 97.

Datum		
23.11.1947	Ablage der Eier auf nasses Fließblatt.	
24.11	Trockenlegung von je 100 prallen Eiern auf Fließbl. <i>a)</i> Aufbewahrung im Zucht- raum. 26 Grad, 80—90% rel. Luftfeuchtigkeit	<i>b)</i> Aufbewahrung im Thermo- stat. 26 Grad, 35—40% relative Luftfeuchtigkeit.
25.11	5 Eier stark geschrumpft, alle andern prall.	6 Eier stark geschrumpft 65 E. mittel bis leicht 29 E. prall.
28.11	Derselbe Befund	8 Eier ganz geschrumpft 90 E. mittel bis leicht 2 E. prall.
2.12	5 Eier stark geschrumpft 6 E. schwach geschr. alle andern prall.	Alle Eier mehr oder weni- ger, die meisten stark geschrumpft.
4.12	Alle Eier in 200 ccm Wasser von 25 Grad gebracht	Alle Eier in 200 ccm Wasser von 25 Grad gebracht
6.12	Keine Larven	Keine Larven
7.12	Schlüpfreaktion provoziert	Schlüpfreaktion provoz.
8.12	92 Larven	Keine Larven
9.12	Keine weiteren Larven	Keine Larven
Total:	92 Larven	Keine Larven

aber auch eine deutliche Zunahme des Durchmessers, sodass von einer ausgeprägten Anisotropie nicht mehr die Rede sein kann, was mit der viel geringeren Ausbildung des Chorions zusammenhängt.

Insgesamt ergeben die Durchschnittswerte, dass die Längenzunahme der *Aedes aegypti*-Eier um ungefähr 10% höher liegt als diejenige der *Culex pipiens*-Eier und dementsprechend verhalten sich auch die Wasseraufnahmen. Des weiteren liessen die Versuche erkennen, dass bei *Aedes* etwa zwei Drittel der gesamten Wasserspeicherung nach der Ablage der Eier zur normalen Embryonalentwicklung notwendig sind, während das letzte Drittel des aufgenommenen Wassers als Reserve für Trockenperioden dienen kann, welche Schlussfolgerung auch im folgenden Abschnitt ihre Bestätigung finden wird.

#### *Bedingungen für Nichtaustrocknen.*

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, sind die Eier von *Aedes aegypti* während ca. 15 Stunden nach ihrer Ablage besonders empfindlich gegenüber Austrocknung. Nach dieser Zeit ist das Chorion soweit erhärtet, dass sie trocken gelegt werden können, ohne Schaden zu nehmen, sofern die relative Luftfeuchtigkeit hoch genug gehalten wird. Sinkt dieselbe nämlich für längere Zeit unter 85%, dann trocknen unweigerlich alle Eier restlos aus und gehen zu Grunde, wie der vorstehende Versuch zeigt (Tab. 4).

Dabei zeigt es sich, dass auch hohe, relative Feuchtigkeitswerte der Luft von 80—90% nicht verhindern, dass einige Eier dennoch schrumpfen, stammen dieselben nun aus Einzelaufzuchten oder aus Massenablagen. Dieselbe Erscheinung zeigt sich auch beim längeren Aufbewahren von grösseren Eimengen im Zuchtraum:

TABELLE 5. — *Schrumpfung der Eier im Zuchtraum.*

Ablage Datum	Trockenlegung Datum	Kontrolle Datum	Geschrumpfte Eier in Prozenten
4.7	5.7	29.10	ca. 30%
10.7	11.7	29.10	ca. 30%
18.8	19.8	29.10	25—30%
23.8	24.8	29.10	25—30%
9.9	10.9	29.10	20—25%
22.9	23.9	29.10	20—25%
8.10	9.10	29.10	15—20%
19.10	20.10	29.10	10—15%

Es ergibt sich also, dass im Zuchtraum bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 80—85% rund ein Viertel der Eier nach einem Monat des Trockenliegens geschrumpft sind.

Die verschiedene Trockenheitsresistenz der Eier die sich auch innerhalb desselben Geleges eines einzelnen Weibchens bemerkbar macht, ist auf die verschiedene Dicke des Chorions zurückzuführen, die an quergeschnittenen Eiern ermittelt wurde.

TABELLE 6. — *Messung der Choriondicke.*

Schnitt. Nr.	Dicke in $\mu$	Schnitt Nr.	Dicke in $\mu$
2a	3,64 $\mu$	4	3,32 $\mu$
2b	3,64 $\mu$	9	3,32 $\mu$

Die hier angeführten Extreme zeigen, dass Dickenunterschiede von rund 10% vorhanden sind. Genauere Angaben verbieten sich infolge der Fehlerquellen die bei Messungen mit Ölimmersion und Messokular und nachheriger Umrechnung in  $\mu$  entstehen.

Um restlos alle Eier vor Austrocknung zu bewahren, ist es deshalb nötig, sie in fast vollständig mit Feuchtigkeit gesättigter Luft aufzuheben. Dies erreicht man am leichtesten, wenn die mit Eiern belegten Fließblätter senkrecht direkt oberhalb eines Wasserspiegels in einem Becherglas aufbewahrt werden, ohne dass das Fließblatt die Flüssigkeit berührt.

#### *Austrocknung.*

Wenn bei gleichbleibender Temperatur die Luftfeuchtigkeit sinkt, dann steigt der Prozentsatz der teilweise bis gänzlich schrumpfenden Eier. In weitaus den meisten Fällen bilden sich dabei zuerst beiderseits der Längsachse eines Eies schwache Einbuchtungen, die, falls die Feuchtigkeit wieder zunimmt, bestehen bleiben können. Geht dagegen die Austrocknung weiter, dann vertiefen sich die Einbuchtungen und es entsteht zuletzt bei völliger Schrumpfung ein „Dreikant“ vom Querschnitt eines T-Eisens oder, wenn sich eine einzige Eindellung bildete, ein „Schiffchen“ mit halbkreisförmigem Querschnitt (Abb. 10).



*Wiederausbuchtung geschrumpfter Eier.*

Werden mässig geschrumpfte Eier ins Wasser gebracht, so verhalten sie sich verschieden, je nachdem die Schrumpfung bald nach Ablage, innerhalb der schon erwähnten 15 Stunden erfolgte, oder zu irgend einem Zeitpunkt nachher. Im ersten Fall sind, wie wir gesehen haben, die Eier noch befähigt, Wasser aufzunehmen, der Verlust kann, wenn er nicht schon zu Entwicklungsstörungen führte, wiederausgeglichen werden und die Eier buchten sich wieder vollständig aus. Im zweiten Falle können die Eier kein Wasser mehr aufnehmen, die Einbuchtungen bleiben infolgedessen bestehen.

*Lebensfähigkeit geschrumpfter Eier.*

Aus prallen Eiern schlüpfen in nahezu 100% der Fälle Larven. Bei mehr oder weniger geschrumpften Eiern dagegen ist es ungewiss, wieviele davon noch lebensfähig sind und wieviele geschädigt wurden. Bei Austrocknungsversuchen im Thermostaten bei

TABELLE 7. — *Austrocknung der Eier.*  
Versuch Nr. 94.

Datum	
17.11.47	Ablage der Eier auf feuchtes Fließblatt.
19.11	Trockenlegung von 100 Eiern und Aufbewahrung im Thermostat bei 26 Grad und 35—40% rel. Feucht.
20.11	2 Eier schwach, 1 Ei total geschrumpft.
24.11	Bis auf 3 noch pralle Eier alle mittel bis gänzlich geschrumpft.
26.11	Gleicher Befund.
27.11	Alle Eier in 200 ccm Wasser gebracht von 25 Grad. Schlüpfreaktion provoziert (Siehe später).
28.11	47 Larven, davon 9 tot.
29.11	5 weitere Larven, tot.
30.11	Keine weiteren Larven.
Total:	52 Larven, davon 49 aus geschrumpften Eiern.

26 Grad und 35—40% relativer Luftfeuchtigkeit hat es sich gezeigt, dass aus 97 mittelmässig bis gänzlich geschrumpften Eiern nach



Abb. 10.

Pralles, schwach- und stark eingebuchtetes Ei.

49 Larven schlüpften, wenn die Austrocknung gegen Ende oder nach Ablauf der Embryonalentwicklung vorgenommen wurde.

Aus dem Protokoll ist ersichtlich, dass von den 52 geschlüpften Larven deren 14 bald darauf zu Grunde gingen. Die Austrocknung hatte sie offenbar so geschwächt, dass es ihnen nicht mehr möglich war, die Oberfläche des Wassers zu erreichen, sodass sie ersticken.

TABELLE 8. — *Schlüpfen der Larven aus geschrumpften Eiern.*

Versuch Nr. 96.

Datum		
20.11.47	Je 25 Eier verschiedener Ablagen werden ins Wasser gebracht und künstlich zum Schlüpfen veranlasst	
	a) 25 schwach eingebuchtete Eier.	b) 25 stark geschrumpfte Eier.
21.11	10 Larven	Keine Larven
23.11	Keine weiteren Larven	Keine Larven
Total:	10 Larven	Keine Larven

Weitere Versuche haben gezeigt, dass von einer Anzahl schwach eingebuchteter Eier meist noch etwa ein Drittel bis die Hälfte lebensfähig sind.

Dass auch sehr stark geschrumpfte Eier zuweilen noch lebensfähig sein können, zeigt der folgende Versuch:

TABELLE 9. — *Stark geschrumpfte Eier.*

Versuch Nr. 92.

Datum	
18.11.47	25 stark bis gänzlich geschrumpfte Eier verschiedener Ablagen werden ins Wasser gebracht und künstlich zum Schlüpfen veranlasst. Innert 25 Minuten schlüpfen 2 Larven.
19.11	Keine weiteren Larven.
24.11	Keine weiteren Larven.
Total:	2 Larven.

Diese Versuche lassen erkennen, dass nicht genau gesagt werden kann, wieviel von einer bestimmten Anzahl geschrumpfter Eier noch lebensfähig sind. Bei Versuchen über die Schlüpfreaktion unter Einwirkung verschiedener Faktoren ist es deshalb unumgänglich notwendig, nur pralle Eier zu verwenden, um nicht zu ganz falschen Resultaten und entsprechenden Interpretationen zu gelangen. Es ist sogar wahrscheinlich, dass gerade dieser Punkt nicht immer genügend berücksichtigt wurde, wie das verschiedene Ergebnisse in der Literatur vermuten lassen.

## SCHLÜPFEN DER LARVEN.

### *Hypothese.*

Entsprechend der Ausgangssituation wie sie in der Einleitung dargelegt ist und nachdem schon die Vorversuche mit Ekra-Weizenkeimen recht skeptisch gegen die „Dauer-Eier“-Theorie gestimmt hatten, wurde als Hypothese an eine Wirkung von Fermenten, Vitaminen, Aminosäuren oder Proteinen gedacht, die durch ihr Vorhandensein im Wasser das Schlüpfen der Larven provozieren würden.

*Versuchsanordnung.*

Im Prinzip wurden alle auf ihre Wirksamkeit zu prüfenden Substanzen in der folgenden Weise erprobt: In zwei Geleeschalen von ca. 150 ccm Inhalt wurden eine gleiche Anzahl von einzeln, unter dem Binokular kontrollierten, vollständig prallen Eiern in je 100 ccm Wasser von Zuchtraumtemperatur mit einem feinen Pinselchen untergetaucht. Wenn nichts anderes vermerkt ist,



ABB. 11.

3 geschrumpfte Eier aus denen die Larven geschlüpft sind. Die Eindellungen sind noch deutlich zu erkennen.

handelt es sich dabei stets um Leitungswasser, das in sprudelndem Strahl in grosse Erlenmeyerkolben eingefüllt und im Zuchtraum zur Erwärmung aufgestellt wurde. Zu der einen Schale wurde dann jeweilen eine bestimmte Menge einer auf ihre Wirksamkeit zu erprobenden Substanz gegeben, die zweite diente als Kontrolle. Die Versuchsgefässe wurden mit Glasplatten zugedeckt.

*Versuchssubstanzen.*

In derselben Weise wie die Ekra-Keime wurden in der Folge eine Menge von Substanzen auf ihre Wirksamkeit geprüft und wenn die Hoffnung bestanden hatte, auf diese Weise einen ganz bestimmten Faktor herauszubekommen, so wurden die Erwartungen insofern übertroffen, als gleich eine ganze Anzahl von wirksamen Stoffen gefunden wurden, nebst einer Reihe von unwirksamen, worüber die folgende Tabelle orientiert. Anschliessend einige Protokolle als Beispiele.



TABELLE 10.

Wirksame Substanzen	Zeitliche Wirksamkeit	Menge pro 100 ccm H <sub>2</sub> O	Unwirksame
Ekra-Weizenkeime	nach 2—3 Std.	5 mg	Vitamin B <sub>1</sub> u. B <sub>2</sub>
Vitamin C	nach 10—20 Min.	5 mg	Nicotylamid
			Pantothensäure u. w.
Amylum solub.	nach 10—15 Std.	200 mg	Glykokoll
Reisstärke	nach 10—15 Std.	200 mg	Thyroxin
Glykogen	nach 10—15 Std.	200 mg	Inosit
Glucose	nach 10—15 Std.	200 mg	Adermin
Maltose	nach 10—15 Std.	200 mg	Biotin
Lactose	nach 10—15 Std.	200 mg	Gummi arabic.
Pectin	nach 10—15 Std.	200 mg	Milchsäure
Hefe	nach 10—15 Std.	50 mg	KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>
Meerschw.-Blut	nach 10—15 Std.	0,5 ccm	Na <sub>2</sub> H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>
Urin	nach 10—15 Std.	1 ccm	1 (+) Glutaminsäure
Kastanienblätter	nach 10—15 Std.	500 mg	1 (—) Cystin
Catalpa-Holz	nach 10—15 Std.	500 mg	Chlor

TABELLE 11. — *Ekra-Weizenkeime*.

Nr. 3.

Datum		
9.7.47	Ablage der Eier auf feuchtes Fließblatt	
12.7	Trockenlegung der Eier	
16.7 morgens	Je 50 kontrollierte, pralle Eier werden ins Wasser gebracht:	
	a)	b)
	500 ccm Wasser, Zucht- raumtemp	500 ccm Wasser, Zucht- raumtemp. u. 100 mg Ekra-Keime
	beide Gefässe zugedeckt	
abends	1 Larve	21 Larven
17.7	—	29 Larven
18.7	—	—
19.7	— u. 100 mg Ekra-Keime	—
20.7	49 Larven	
Total:	50 Larven	50 Larven.

TABELLE 12. — *Reisstärke.*

Nr. 74.

Datum		
9.9.47	Eiablage auf feuchtes Fließbaltt	
11.9	Eier trocken gelegt	
29.10	In 2 Glasschalen je 25 kontrollierte, pralle Eier	
	a) in 100 ccm Wasser, 23 Grad u. 200 mg Reisstärke in 5 ccm Wasser	b) in 100 ccm Wasser, 23 Grad u. 5 ccm Wasser
30.10	—	—
31.10	23 Larven, offenbar gestern schon geschlüpft, aber infolge des Satzes über- sehen	—
1.11	2 Larven	— u. 100 mg Reisstärke in 5 ccm Wasser
3.11		1 Larve
4.11		—
5.11		— u. 100 mg Reisstärke in 5 ccm W
6.11		24 Larven
Total:	25 Larven	25 Larven.

TABELLE 13. — *Glykogen (Leberstärke).*

Nr. 63.

Datum		
3.9.47	Ablage der Eier auf feuchtes Fließpapier	
5.9	Trockenlegung der Eier	
21.10	In 2 Glasschalen je 25 kontrollierte, pralle Eier	
	a)	b)
nachm.	in 100 ccm Wasser, 20 Grad u. 100 mg Glykogen in 5 ccm Wasser	in 100 ccm Wasser, 20 Grad u. 5 ccm Wasser
22.10	25 Larven	—
23.10		—
nachm.		u. 200 mg Glykogen 23 Larven
24.10		—
25.10		—
27.10		—
Total:	25 Larven	23 Larven.

TABELLE 14. — *Hefe.*

Nr. 13.

Datum		
5.9.47	Ablage der Eier auf feuchtem Fließblatt	
7.9	Trockenlegung der Eier	
9.9	In 2 Glasschalen je 30 kontrollierte, pralle Eier	
	a)	b)
	in 100 ccm Wasser, 22 Grad	in 100 ccm Wasser, 22 Grad u. 1 Messerspitze Hefe
10.9 8 h	—	12 Larven
9 h	—	Hefestückchen zerstoßen
9½ h	—	14 Larven
11.9	—	2 Larven
12.9	—	—
vorm.	u. 1 Messerspitze Hefe	—
nachm.	29 Larven	—
13.9	—	—
16.9	—	—
Total:	29 Larven	28 Larven

TABELLE 15. — *Dürre Catalpa-Blätter.*

Nr. 55.

Datum		
6. 9.47	Ablage der Eier auf feuchtem Fliessblatt Trockenlegung wenige Stunden nach Ablage der Eier.	
15.10	Je 25 kontrollierte, pralle Eier werden in Wasser gebracht	
	a) in 100 ccm Wasser, 22 Grad u. 500 mg dürre Catalpa- Blätter	b) in 100 ccm Wasser, 22 Grad
16.10	25 Larven	— u. 10 ccm Lösung aus a)
17.10		6 Larven
18.10		—
20.10		—
21.10		— u. 2 dürre Birkenblätter
22.10		12 Larven
23.10		4 Larven
24.10		3 Larven
Total:	25 Larven	25 Larven.

TABELLE 16. — *Catalpa-Holz (Trompetenbaum).*

Nr. 61.

Datum		
6. 9.47	Ablage der Eier auf feuchtem Fliessblatt. Trockenlegung wenige Stunden nach Ablage	
17.10	Je 20 kontrollierte, pralle Eier werden ins Wasser gebracht.	
	a) in 100 ccm Wasser, 22 Grad u. 500 mg Catalpa-Holz	b) in 100 ccm Wasser, 22 Grad
18.10	15 Larven, davon 1 tot	3 Larven
20.10	—	—
21.10 nachm.	4 Larven 1 Larve	— u. 3 ccm gekochtes Ekra- Filtrat
22.10		16 Larven
23.10		—
24.10		—
Total:	20 Larven	19 Larven.



Unter all diesen Substanzen sind dürre und frische Blätter, Holz und Jauche insofern bemerkenswert, als damit die wichtigsten Faktoren gefunden sind, die in der Natur das Schlüpfen der Larven hervorrufen, wovon speziell noch im zweiten Teil die Rede sein wird.

Weitaus am wirksamsten in der ganzen Reihe erwies sich das Vitamin C, die Ascorbinsäure, sowohl was die Mengen, als auch die Zeitdauer anbelangt.

In 100 ccm Wasser bringen nämlich 5 mg Vitamin C aus einer bestimmten Anzahl von *Aëdes*-Eiern innert 45—60 Minuten praktisch alle Larven zum Schlüpfen, wobei die ersten nach 8—10 Minuten erscheinen.

Gleichzeitig ergaben die Kontrollversuche, dass in reinem Leitungswasser von Zimmertemperatur im allgemeinen keine Larven schlüpfen, wie das die folgende Tabelle zeigt. Von den auftretenden Ausnahmen wird später noch die Rede sein.

TABELLE 17. — *Zeitliche Wirksamkeit.*

Versuch Nr. 75b.

Datum	
9. 9.47	Ablage der Eier auf nasses Fliessblatt
11.9	Trockenlegung der Eier.
1.11	<p>50 Eier in 100 ccm Wasser gebracht.</p> <p>Minuten:</p> <p>00 Zugabe von 5 mg Vitamin C.</p> <p>09 Die erste Lave schlüpft.</p> <p>10 Die zweite Larve erscheint.</p> <p>11 3. Larve</p> <p>14 4. Larve</p> <p>17 5. Larve</p> <p>18 6. und 7 Larve</p> <p>19 8. 9. und 10. Larve</p> <p>20 11. Larve</p> <p>21 12. 13. und 14. Larve</p> <p>nach 60 Minuten sind insgesamt 48 Larven geschlüpft.</p>
2.11	keine weiteren Larven.

TABELLE 18. — *In reinem Leitungswasser nicht geschlüpfte Larven.*

Versuch Nr.	Anzahl Eier	Ablage der Eier Datum	Trockenlegung Datum	Benetzung Datum
13 a	30	5.9.47	7.9.47	9.9.47
17 b	25	9.9	11.9	16.9
18 b	25	9.9	11.9	16.9
19 b	25	9.9	11.9	16.9
22 b	25	1.8	5.8	22.9
24 b	20	1.8	5.8	23.9
25 b	25	6.8	10.8	23.9

desgleichen in 53 weiteren Kontrollversuchen mit je 25 Eiern.

*Einfluss der Konzentration des Auslösers.*

Für jede Substanz die sich als wirksam erwies, gibt es eine minimale Menge, die das Schlüpfen einiger weniger Larven aus einer grösseren Anzahl hervorruft. Entsprechend der Manigfaltigkeit der Auslöser sind auch diese minimalen Mengen recht verschieden. Z. B. betragen sie für Vitamin C etwa 0,2 mg pro 100 ccm Wasser, für Maltose ca. 10 mg und für Stärke ca. 100 mg. Andererseits liegen die Maxima durchwegs sehr hoch. So ist Vitamin C noch in einer Menge von 200 mg pro 100 ccm unschädlich. Die folgenden Kurven (Abb. 12) zeigen, dass die Schlüpfreaktion der Larven zahlenmässig ungefähr proportional der Konzentration des Auslösers verläuft, was andererseits besagt, dass die Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit der Larven recht gross sind, was leicht zu Ausnahmefällen führen kann, wie wir noch sehen werden.

*Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration.*

Versuche mit Wasser von verschiedenem pH haben ergeben, dass die Änderung dieses Faktors allein die Larven nicht zum Schlüpfen bringt. Das pH spielt demnach nur eine sekundäre Rolle in Bezug auf die Oxydo-Reduktionsvorgänge. In gepuffertem Wasser erfolgt normales Schlüpfen und ungestörtes Wachstum der Larven bis zur Puppe in einem Bereich von pH 6 bis pH 8. Bei höheren oder niedrigeren Werten erfolgt das Schlüpfen noch in gewohnter Weise, die Junglarven gehen aber bald nachher zu Grunde.

## KONZENTRATION DER AUSLÖSER.

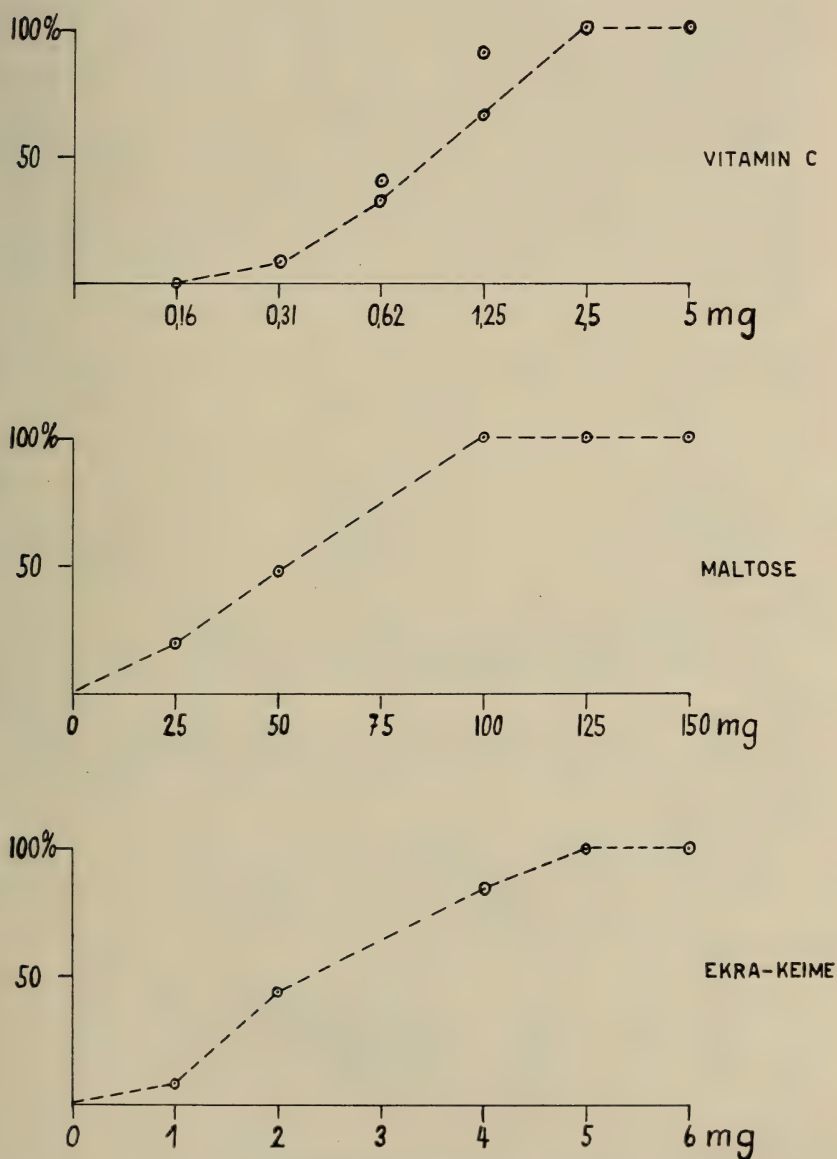


ABB. 12.

Schlüpfprozente

in Abhängigkeit von der Konzentration der auslösenden Substanzen.

*Gemeinsame Wirkung der Auslöser.*

Die Verschiedenheit der gefundenen, wirksamen Substanzen liess es vorerst schwierig erscheinen, eine einheitliche Wirkungsweise zu erkennen. Ausser Vitamin C hatten sich alle anderen wasserlöslichen Vitamine, die uns in freundlicher Weise von der Firma Hoffmann-La Roche u. Co., A.G., Basel, zur Verfügung gestellt wurden, als unwirksam erwiesen.

Das einzig wirksame Vitamin C aber ist gekennzeichnet durch sein starkes Reduktionsvermögen. Versuche mit anderen organischen und anorganischen Reduktionsmitteln brachten denn auch die Erkenntnis, dass diese in derselben Art und Weise wirksam sind, sowohl was die Zeit als auch die Menge anbelangt:

TABELLE 19.

Substanz	Mittlere zeitliche Wirksamkeit nach	Menge pro 100 ccm H <sub>2</sub> O
Vitamin C	10—20 Minuten	5 mg
Pyrogallol	10—20 Minuten	5 mg
Hydrochinon	10—20 Minuten	5 mg
Schwefl. Säure	10—20 Minuten	1 Tropfen
Stahlwolle	10—20 Minuten	100 mg

Alle diese Reduktionsmittel provozieren also innert 10—20 Minuten im Mittel das Schlüpfen der *Aëdes aegypti* Larven und zwar nicht nur bei einer unbestimmten und wechselnden Anzahl von Eiern, sondern bei durchschnittlich 98% wie folgende Beispiele zeigen:

TABELLE 20.

Versuch Nr.	Anzahl der Eier	Beigegeb. Substanz	Geschl. Larven
76	100	Vitamin C	98%
191	100	Ekra-Weizenkeime	99%
208	100	Pyrogallol	98%
249	100	Schwefl. Säure	98%
219	100	Hydrochinon	99%
239	100	Stahlwolle	98%

Damit war erwiesen, dass es Reduktionsvorgänge im Wasser sind, die das Schlüpfen der Larven von *Aëdes aegypti* aus dem Ei



hervorrufen. Zugleich war aber auch die Verbindung hergestellt mit den Befunden GJULLIN's 1941 [12] bei *Aedes vexans*, *Aedes lateralis*, *A. dorsalis*, *A. cinereus* und *A. varipalpus*, sowie mit Vorbehalten bei *Aedes aegypti*, wonach eine Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes des Wassers die *Aedes*-Larven zum Schlüpfen bringt. Die erwähnten Arten sind mit Ausnahme der Gelbfiebertmücke typische Wiesenmücken, die ihre Eier auf feuchte Erde ablegen, und deren Larven erst durch Regenfälle oder Überschwemmungen Gelegenheit erhalten, zu schlüpfen.

GJULLIN's Resultate sind mir erst einige Zeit nach Kriegsende zugänglich geworden, durch eine Reise Prof. GEIGY's nach den Vereinigten Staaten im Sommer 1948 und sie zeigen eine grosse Übereinstimmung mit den Befunden zu denen ich inzwischen in der geschilderten Weise gekommen war, mit der Erweiterung, dass die Reduktionsvorgänge für die Larven von *Aedes aegypti* nicht

TABELLE 21. — *Verdrängung des Sauerstoffs durch Kochen.*

Versuch Nr. 209.

Datum	
19.8.48	2 mal 300 ccm Leitungswasser werden je 2 Minuten gekocht und nachher auf 23 Grad C. abgekühlt in Erlenmeyer mit durchbohrtem Stopfen.
3.8.	a) Ablage der Eier auf nasses Fließblatt.
5.8.	Trockenlegung der Eier.
19.8.	50 kontrollierte Eier werden in wenig Tropfen Wasser in das abgekochte Wasser von 23 Grad gebracht und das Gefäß luftdicht verschlossen. Erste Larven nach 3 Minuten Viele Larven in den folgenden Minuten Nach einer Stunde sind 50 Larven geschlüpft.
19.8.	b) Sauerstoffbestimmung des verwendeten Wasser: Volumen der Flasche 292,6 ccm Temp. 23 Grad C. Verbrauch an Natriumthiosulfat 11,3 ccm $\frac{80}{286,6} 11,3 = 3,16 \text{ mg Sauerstoff pro Liter}$ Normalgehalt bei 23 Grad C. nach Winkler 8,58 mg/l.

nur teilweise wichtig sind, und nicht erst bei einigen Tage alten Eiern eine Rolle spielen, wie das GJULLIN formulierte, sondern in vollem, für die erwähnten *Aëdes*-Arten gültigem, Umfange.

Ergänzende Versuche bestätigten dies, indem es sich herausstellte, dass durch Verdrängung des freien Sauerstoffes im Wasser durch Kochen desselben und anschliessendes Abkühlen unter Luftabschluss, ebenfalls die Larven von *Aëdes aegypti* in fast 100% der Fälle zum Schlüpfen gebracht werden können (Tab. 21).

Entsprechend den Versuchen mit Reduktionsmitteln hat es sich gezeigt, dass nahezu alle der dazu überhaupt befähigten Larven zum Schlüpfen veranlasst werden können, wenn der freie Sauerstoffgehalt des Wassers auf ein bestimmtes Mass reduziert wird. Und zwar auf etwas weniger als die Hälfte des unter natürlichen Verhältnissen im Wasser gelösten bei entsprechender Temperatur. Wird weniger Sauerstoff entfernt, dann schlüpft nur ein gewisser Prozentsatz wie wir diese proportionale Abhängigkeit schon bei den reduzierenden Substanzen gefunden haben. Auf diese Weise wird verständlich, dass schon relativ geringe Veränderungen im Sauerstoffgehalt, sei dieser nun durch Verunreinigungen oder durch Mikroorganismen herabgesetzt, einige wenige Larven zum Schlüpfen bringen, die dann leicht als Ausnahmen aufgefasst werden könnten, was sie insofern nicht sind, als sie in der genau gleichen Weise reagieren wie alle *Aëdes*-Larven nur dass ihre Empfindlichkeit offenbar etwas grösser ist. So erklären sich die Ausnahmen der in reinem Leitungswasser geschlüpften Larven die vor allem im früheren Zuchtraum in der Zoologischen Anstalt noch ziemlich häufig auftraten wie die folgende Tabelle zeigt:

TABELLE 22. — *In reinem Leitungswasser geschlüpfte Larven.*

Versuch Nr.	Anzahl Eier	Ablage der Eier Datum	Trockenle- gung Datum	Benetzung Datum	Larven Anzahl	%
4 a	30	28.8	30.8	2.9	6	20%
4 b	30	28.8	30.8	2.9	4	13%
5 b	30	3.9	5.9	6.9	3	10%
6 b	30	1.9	3.9	5.9	5	17%
7 b	30	3.9	5.9	6.9	5	17%

*Schlüpfen der Larven ausserhalb des Wassers.*

Die *Aëdes aegypti*-Larven können auch noch auf andere Weise zum Sprengen ihrer Eihüllen veranlasst werden. Dadurch nämlich, dass eine Anzahl von prallen Eiern auf einem trockenen Fließblatt in eine luftdicht zu verschliessende Stöpselflasche gebracht werden, in der mit Hilfe eines aufgehängten Säckchens, das Pyrogallol und Pottasche enthält und das befeuchtet wurde, der Luftsauerstoff entzogen wird.

TABELLE 23. — *Pyrogallol-Versuch.*

Versuch Nr. 214.

Datum	
6.8.48	Ablage der Eier auf nasses Fließblatt.
7.8	Trockenlegung.
27.8	25 kontrollierte Eier auf trockenem Fließblatt werden in Stöpselflasche gebracht, in der mit Pyrogallol (Kieselgur : Pyrogallol : Pottasche = 4 : 2 : 1 in angefeuchtetem Fließblattsäckchen) der Luftsauerstoff entfernt wird. Nach Verschluss der Flasche öffnen sich die ersten Eier nach 6 Minuten. Die Kontrolle nach einer Stunde ergibt, dass 24 Eier offen sind, die Larven konnten jedoch auf dem trockenen Fließblatt nicht aus den Eiern herausgelangen.

*Ausfälle.*

Die geringfügigen Ausfälle die insgesamt bei den verschiedenen Versuchen auftreten, indem nicht restlos alle Larven schlüpften, sind in vielen Fällen auf unentwickelte Eier zurückzuführen, manchmal auch auf Störungen im Laufe der Embryonalentwicklung [16].

TABELLE 24. — *Unentwickelte Eier.*

Versuch Nr. 120.

Aus 62 Eiern einer Einzelablage schlüpften mit Vitamin C insgesamt 57 Larven. Die restlichen Eier wurden untersucht:

- Nr. 1, Larve ausgebildet, keine Bewegungen.
- Nr. 2, Larve nicht ausgebildet, Eiinhalt Dotter.
- Nr. 3, Larve nicht ausgebildet, Eiinhalt Dotter.
- Nr. 4, Larve nicht ausgebildet, Eiinhalt Dotter.
- Nr. 5, Larve nicht ausgebildet, Eiinhalt Dotter.

*Schlussfolgerung.*

Zusammenfassend kann zu den Schlüpfversuchen folgendes gesagt werden. Es gibt keine zwei verschiedenen Eisorten bei *Aedes aegypti*. Das Schlüpfen der Larven wird durch eine Reduktionswirkung hervorgerufen, die durch reine organische oder anorganische Reduktionsmittel, durch Sauerstoffentzug, durch Verunreinigung des Wassers oder durch das Auftreten von Mikroorganismen in demselben zustande kommen kann. Die Larven desselben Geleges zeigen eine beträchtliche Variationsbreite in Bezug auf ihre Reaktion, sodass schon bei einer geringen Reduktionswirkung einige zum Schlüpfen veranlasst werden. Ist die Reduktionswirkung stark genug, dann schlüpfen aus rund 98% der prallen Eier Larven.

*Wirkungsweise der Reduktion.*

Das harte, schwarze Chorion der *Aedes*-Eier gestattet nicht direkt festzustellen, wie sich die Larve nach abgeschlossener Embryonalentwicklung verhält, bevor Reduktionsmittel auf sie einwirken. Desgleichen ist es unmöglich, über den Moment der Einwirkung selber etwas auszusagen, da die ersten Beobachtungen erst zu dem Zeitpunkt gemacht werden können, da das Vorderende des Chorions abgehoben wird. Larven verschiedenen Alters, die operativ aus ihren Eihüllen befreit und in eine reduzierende Lösung gebracht wurden (Vit. C, oder Pyrogallol usw.), verhielten sich immer abnorm, indem sie wohl schwache Bewegungen zeigten, niemals aber die starken Kontraktionen, wie sie für die normal geschlüpften Larven charakteristisch sind. Diese Operation wurde immer wieder vorgenommen und es gelang zumeist, völlig unverletzte Larven herauszupräparieren, das Resultat war aber immer dasselbe und führte ausnahmslos zum Tode der Larven, was andererseits eindeutig zeigt, dass die Reduktionsmittel im Normalfall tatsächlich auf die Larve einwirken und nicht auf das Chorion, da im letzteren Falle eine von den Eihüllen befreite Larve normal reagieren müsste. Es ist denkbar, dass das Licht den bis jetzt noch völlig unbekannten Reduktionsvorgang in der von dem schwarzen Chorion befreiten Larve verhindert.



*Bewegungen der Larve im Ei.*

Dass die Larve nach abgeschlossener Embryonalentwicklung, auch wenn das Ei trocken liegt, schwache Bewegungen ausführt, kann indirekt gezeigt werden. Bringt man nämlich eine Anzahl von *Aëdes*-Eiern irgendwann vor Abschluss der Entwicklung durch sanften Druck unter dem Deckglas zum Aufplatzen, dann springt das Ei an irgend einer Stelle, manchmal der Länge nach, oft aber auch quer verlaufend, auf. Wird dieselbe Methode nach Abschluss der Entwicklung durchgeführt, so platzt das Ei fast immer dort auf, wo beim Schlüpfen der Larve das deckelförmige Ende des Chorions abgehoben würde. Bei subtilem Vorgehen gelingt es, in seltenen Fällen das Ei so schwach zu drücken, dass gerade ein feiner Spalt an der betreffenden Stelle erscheint und der Eizahn etwas hervortritt.

TABELLE 25. — *Eiritzung der Larve.*

Versuch Nr.	Alter d. Eier	Anzahl d. Eier	Bei Druck auf das Deckglas	
			Deckelchen abhebend	unregelmässig aufspringend
276	12 Std.	15	—	15
	12 Std.	18	—	18
277	36 Std.	9	—	9
	36 Std.	12	—	12
278	3 Tage	15	—	15
	4 Tage	17	17	—
275	9 Tage	13	12	1
	9 Tage	18	16	2

Daraus geht hervor, dass das Chorion keine präformierte Stelle aufweist, sondern, dass die Larve ohne irgendwelche Einwirkung von aussen nach Abschluss ihrer Embryonalentwicklung Drehbewegungen des Kopfes durchführt, wodurch mit Hilfe des Eizahns das Chorion auf der Innenseite angeritzt wird.

*Schlüpfakt der Larve.*

Mit Diaphanol aufgehellte, entwickelte Eier lassen erkennen, dass die fertig ausgebildete Larve in der Längsrichtung stark verkürzt ist, indem die Segmente des Thorax und des Abdomens teleskopartig eng ineinandergeschachtelt sind. Der Kopf nimmt

dabei rund ein Drittel der Eilänge ein (Abb. 13 *a*). Plötzlich erscheint ein feiner, halbkreisförmiger Spalt am stumpferen Vorderpol, der sich langsam erweitert, was durch eine allmähliche Streckung der Larve bewirkt wird. Dadurch hebt sich ein glattrandiges Deckelchen des Chorions immer weiter ab, wobei es zumeist auf der Unterseite noch mit dem Ei verbunden bleibt. Der Kopf der Larve, vor allem der Eizahn und die Augen treten dadurch in Erscheinung

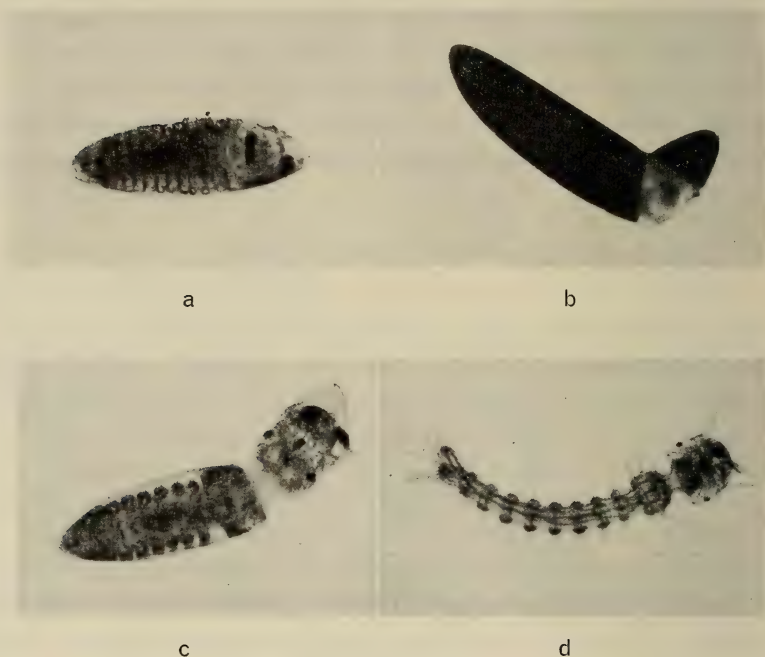


ABB. 13.

*a—d* Phasen des Schlüpfaktes einer Larve von *Aedes aegypti* (Mikrophoto, Vergröss. 66  $\times$ ). In Abb. *b* erkennt man unmittelbar unter dem abgehobenen Eideckel den am Kopf hervorstehenden Eizahn. (In Abb. *a* und *c* ist das Chorion mit Diaphanol aufgehell.)

(Abb. 13*b*). Die langsame Streckung vollzieht sich, bis der ganze Kopf und ein Teil des Thorax aus dem hinteren Teil des Eies hervortreten (Abb. 13 *c*). Dann erfolgt eine kurze Ruhepause, nach der starke, ruckartige Bewegungen die Larve von den Eihüllen befreien. Unmittelbar darauf kann man rege Darmkontraktionen beobachten. Die Tracheen sind noch etwa 5 Minuten luftleer, der Strudelapparat geschlossen (Abb. 13 *d*). Von kleinen Ruhepausen

abgesehen, bewegt sich von nun an die Larve recht lebhaft, gelangt zwischenhinein an die Wasseroberfläche womit immer noch eine weitere Streckung des Larvenkörpers einhergeht. Danach beginnt der Strudelapparat seine Tätigkeit und damit das normale Larvenleben.

#### DISKUSSION DER RESULTATE.

Wenn das ursprüngliche Ziel dieser Arbeit darin bestanden hatte, das Schlüpfen der Larven von *Aedes aegypti* aus dem Ei abzuklären, dann zeigte schon die Durchsicht der Literatur die Notwendigkeit, sich nicht nur mit dem Schlüpfakt selber zu befassen, sondern denselben im Rahmen der gesamten Entwicklung der Gelbfiebermücke darzustellen, um eine möglichst breite Grundlage zu erhalten.

Allein die Aufzucht der Versuchstiere vermittelte in jeder einzelnen Phase den Eindruck einer ausgeprägten Variationsbreite, sodass es nicht mehr erstaunen konnte, auch bei der Schlüpfreaktion Abweichungen von der Norm in Bezug auf die Empfindlichkeit den Reduktionsmitteln gegenüber festzustellen.

Wenn die Versuche einerseits eindeutig ergaben, dass das Schlüpfen der Larven auf einer Reduktionswirkung auf den jungen Organismus beruht, so kann andererseits bis zum jetzigen Zeitpunkt noch nichts darüber gesagt werden, wo diese spezifische Wirkung im Larvenkörper angreift. Wie gezeigt werden konnte, führt die Larve nach abgeschlossener Embryonalentwicklung Drehbewegungen des Kopfes aus, die zu einer Anritzung des Chorions auf der Innenseite mit Hilfe des Eizahns führen, sodass fortan eine praeformierte Bruchstelle besteht. Bewegungen also, die je nach den Umständen wochen- ja monatelang vor dem Einwirken eines Reduktionsfaktors stattfinden, die aber offenbar nicht genügen, das Chorion zu sprengen. Das erste was nach der Einwirkung von Reduktionsmitteln beobachtet werden kann, ist eine ganz allmähliche Streckung des Larvenkörpers, der langsamen Entspannung einer Feder vergleichbar, wodurch nach und nach ein deckelförmiges Vorderende des Chorions abgehoben wird. Zu dieser Anschauung verleitet auch die Betrachtung der Bilder (Abb. 13) die den Schlüpfakt zeigen. Wie diese Streckung, resp. Entspannung zu Stande kommt, wissen wir nicht. Der Umstand, dass auch aus

teilweise geschrumpft gebliebenen Eiern Larven schlüpfen können, beweist aber, dass nicht einfach eine Zunahme des gesamten Innendruckes für die Sprengung des Chorions verantwortlich gemacht werden kann. Und es wird auch nicht, wie das bei vielen Insekten bekannt ist [38] durch die intakten Eihüllen hindurch Luft aufgenommen zur Füllung des Tracheensystems, was zu einer Volumenvergrößerung führen müsste, sondern dieser Vorgang beginnt bei den Larven von *Aedes aegypti* erst einige Zeit nach dem Schlüpfen. Andererseits ist ersichtlich, dass vorhandene Einbuchtungen der Eischale bestehen bleiben, wenn eine nur durch Muskelarbeit hervorgerufene Streckung der Larven angenommen wird. Bei den operativ vom Chorion befreiten Larven, bei denen möglicherweise infolge des Lichteinflusses das Reduktionsmittel nicht zur Geltung kommen kann, und die deshalb zu Grunde gehen, unterbleibt dementsprechend auch die Streckung fast vollständig. Wie erwähnt wurde, führen diese Larven ebenfalls längere Zeit schwache Krümmungen aus, die aber, verglichen mit den starken Bewegungen einer normal geschlüpften Larve bedeutend gehemmt erscheinen. Damit haben wir uns den Anschauungen ROUBAUD's [29] insofern wieder etwas genähert, als auch er von einer „surcharge toxique“ spricht. Allerdings tritt nach ROUBAUD eine solche nur bei einem Teil der Larven in Erscheinung, nämlich bei den aus „Dauereiern“ stammenden, wogegen wir festgestellt haben, dass eine solche Unterscheidung nicht gerechtfertigt ist, da nicht zwei verschiedene Eitypen vorhanden sind. Denkbar wäre eine Hemmung der Muskulatur durch Milchsäure, weil in den Muskeln der Insekten, soviel man heute weiss [47], ähnliche chemische Umsetzungen erfolgen, wie in denjenigen der Wirbeltiere. Aber ein direkter Hinweis für diese Möglichkeit besteht nicht, so wenig wie für den nächstfolgenden Punkt, wie man sich nämlich die Entfernung dieses Hemmungsfaktors über einen Oxydoreduktionsvorgang zu denken hätte. Ein hormonaler Einfluss erscheint unwahrscheinlich, weil es sich gezeigt hat, dass mit Pressaft vieler, soeben geschlüpfter Larven das Schlüpfen nicht provoziert werden kann. Versuche mit Vitalfärbungen sowie histologische Vergleiche von Larven kurz vor und nach dem Schlüpfakt ergaben keine weiteren Hinweise. Da die Haemolymphe der Insekten ausser Zucker noch ansehnliche Mengen reduzierender Substanzen enthält, die ihrer chemischen Natur nach noch gänzlich



unbekannt sind [47], so ist es nicht ausgeschlossen, dass Untersuchungen in dieser Richtung Aufschlüsse gewähren würden.

Nach all diesen Erwägungen erscheint wohl eine Wirkung der Reduktionsmittel auf das Zentralnervensystem oder die Muskulatur am wahrscheinlichsten, wodurch die Streckung der schlüpfenden Larven und ihre nachfolgenden, starken Bewegungen bewirkt würden, die den Übergang von den ruhenden zu den beweglichen Larven bilden.

## RÉSUMÉ DES ERSTEN TEILES

1. Die Embryonalentwicklung verläuft bei der Gelbfiebermücke ähnlich wie bei der Trauermücke *Sciara coprophila* und führt in allen Fällen ohne Unterbruch zur schlüpfbereiten Larve.

2. Auch in Bezug auf die postembryonale Phase gibt es keine zwei voneinander verschiedene Eitypen.

3. Nach abgeschlossener Embryonalentwicklung ritzt die Larve mit Hilfe ihres Eizahnes das Chorion auf der Innenseite an, auch ohne dass die zum Schlüpfen notwendigen Bedingungen erfüllt sind.

4. Das Schlüpfen der Larven wird durch eine Reduktionswirkung eingeleitet, die durch organische und anorganische Reduktionsmittel, Mikroorganismen, Verunreinigungen oder durch ein Sauerstoffdefizit des Wassers bedingt sein kann.

5. Ist die Reduktionswirkung gross genug, dann schlüpfen innert etwa einer Stunde alle dazu befähigten Larven, ist die Wirkung kleiner, so schlüpft nur ein Teil derselben, wobei sich diese Unterschiede in der Empfindlichkeit auch innerhalb ein und desselben Geleges zeigen.

6. Bei der Ablage auf feuchtes Substrat nehmen die *Aëdes*-Eier noch Wasser auf, wovon ein Teil für Trockenperioden reserviert bleibt, während der grössere Anteil für die Embryonalentwicklung unerlässlich ist.

7. Auch teilweise geschrumpfte Eier können noch lebens- und schlüpffähige Larven enthalten.

8. Nur eine relative Luftfeuchtigkeit von über 80% bewahrt die Eier auf die Dauer vor Austrocknung. In diesem Falle bleiben die Larven unter der Eischale bis zu 9 Monaten schlüpffähig.

## II. BIOLOGISCHER UND ÖKOLOGISCHER TEIL :

### *Aedes aegypti* während der tropischen Trockenzeit.

#### GRÜNDE UND ZIEL DER UNTERSUCHUNGEN.

Aus dem vorliegenden experimentellen Teil entstand das Bedürfnis, einmal nachzuprüfen, wie es in der Natur um die Bedingungen bestellt ist, die im Labor künstlich geschaffen wurden. Um so mehr erschien eine Freilanduntersuchung angebracht, als die beiden bestehenden *Aedes aegypti*-Zuchten des Tropeninstitutes schon relativ alt sind, wenn auch bisher keinerlei Degenerationserscheinungen oder Veränderungen irgend welcher Art bemerkt werden konnten. Die erste Zucht wurde im Herbst des Jahres 1945 begonnen mit *Aedes*-Eiern aus dem belgischen Kongo. Sie lieferte zur Hauptsache das Untersuchungsmaterial, und dadurch wurden in zunehmendem Masse, im letzten Jahre fast ausschliesslich, die Larven künstlich zum Schlüpfen gebracht, wie beschrieben. Die zweite Zucht besteht seit Juni 1948, entstammt aber selber einer schon lange Bestehenden aus New Orleans. (Inst. for Trop. Med.).

Es war deshalb ein besonderer Glücksfall, als sich mir im Sommer 1949 die Gelegenheit bot, mit einer Expedition des schweizerischen Tropeninstitutes, unter der Leitung von Prof. R. GEIGY, in Tanganjika einige Felduntersuchungen anstellen zu können. Dabei sollten zur Hauptsache die vier folgenden Fragen abgeklärt werden:

- 1) Wie verhält sich *Aedes aegypti* speziell während der Trockenzeit ?
- 2) Wie wirkt sich die Trockenheitsresistenz der Eier in der Natur aus ?

- 3) Welche Faktoren provozieren das Schlüpfen der Larven in der Praxis ?
- 4) Wie reagieren Eier von wildgefangenen *Aedes aegypti* auf die künstlichen Schlüpfaktoren ?

## ORT UND ZEIT DER UNTERSUCHUNGEN.

Es wäre erwünscht gewesen, die Untersuchungen in der Übergangszeit von der Regen- zur Trockenperiode zu beginnen, um Vergleiche ziehen zu können. Aus zeitlichen Gründen war dies aber nicht möglich. Um diesem Wendepunkt aber doch noch möglichst nahe zu sein, wurde, innerhalb unseres Bereiches, ein Ort gewählt, wo die Trockenheit nicht extrem in Erscheinung trat. Das war in unserem Falle Mofu. Dieser Ort liegt ca. 60 km westlich von Ifakara, im Ulanga-District, Tanganjika, etwa 250 m vom Ufer des Ruipa-Flusses entfernt. Die Regenzeit 1949 hatte, nach dem allgemeinen Urteil der Ansässigen, in ganz Tanganjika wenig Regen gebracht im Vergleich mit einem Normaljahr. Insgesamt betrugen die Niederschläge vom Januar bis und mit Mai 1949 in Mofu 705 mm. Im Vergleich dazu hatte Ifakara in der gleichen Zeit 969 mm zu verzeichnen. Trotzdem hob sich Mofu noch Ende August als eine grüne Insel aus dem übrigen, stark ausgetrockneten Gebiet heraus, da hier das Wasser von den Iringa-Bergen herab zusammenfließt, sodass auch in der trockensten Zeit ein hoher Grundwasserspiegel vorhanden ist, was den Eingeborenen sehr zustatten kommt, wogegen um diese Zeit auch relativ tiefe Brunnen in Ifakara zu versiegen drohen. Zudem ist Mofu von ausgedehnten Sumpfgebieten umgeben und liegt in einer Schleife des Ruipa-Flusses. Siehe die Regenkarten von Mofu und Ifakara (Abb. 17). Auch dadurch, dass Mofu ein relativ kleiner Ort inmitten des Ulanga-Graslandes ist, wobei das eigentliche Dorf aus einem Missionshaus und etwa 100 Negerhütten mit Lehmmauern und Grasdächern besteht, erwies er sich als geeignet für zeitlich stark beschränkte Untersuchungen. Mit mehreren Unterbrüchen dauerten die Beobachtungen von Mitte Juli bis Anfang Oktober und umfassten so den mittleren Teil der Trockenzeit.

Was die Mitteilungen anbelangt, die über das Vorkommen von





ABB. 14.

Blick auf die Hauptfangstelle vom Weg aus.



ABB. 15.

Künstliche Brutplätze am Hauptfangplatz.



*Aedes aegypti* in diesem Gebiet erhältlich waren, so können sie zusammengefasst werden wie das HARRIS [14] ausdrückt: „Distributed throughout Tanganjika. There appears to be no reason why its absence from any populated area is other than a seasonal climatic effect.“ Gerade die letzte Bemerkung gab die Veranlassung, dass in der Folge auch von anderen Stechmücken die Rede ist, um die Eigenart der Gelbfiebermücken vergleichend zu erfassen.

### VORHANDENSEIN DER STECHMÜCKEN.

Die adulten Stechmücken wurden auf zwei Arten gefangen:

- 1) In den Häusern und Hütten mit Hilfe eines Saugrohres und einer Stablampe zu allen Tageszeiten.
- 2) Im Freien mit Hilfe von Negerbuben, die Oberkörper und Beine entblössten, sodass auf ihnen die anfliegenden Mücken mit dem Saugrohr gefangen werden konnten.

Als besonders günstig erwies sich die Zeit 1 Stunde vor und nach dem Sonnenuntergang, sowie die Nachtstunden, die aber weitgehend wegfielen, da in Mofu die Eingeborenen nachts wegen Raubtiergefahr bei ihren Hütten bleiben. Mückenlarven wurden mit Pipetten oder mit dem Netz gefangen.

Die in den beiden Tabellen zusammengefassten Stichproben charakterisieren die Lage in Bezug auf das Vorhandensein der Stechmücken in der zweiten Hälfte der Trockenzeit. Sie zeigen, was auch die blosse Beobachtung ergibt, dass *Culex* und *Taeniorhynchus* weitaus dominieren, wobei *Culex fatigans* die Hausmücke ist, während die *Taeniorhynchus*-Arten hauptsächlich Freilandmücken sind. Danach folgen *Aedes circumluteolus* im Freien und *Anopheles funestus* vorwiegend in den Negerhütten lebend. Mengenmässig stark zurückbleibend tritt *Aedes simpsoni* auf und zwar im Freien wie in Gebäulichkeiten, wovon noch die Rede sein wird, und erst an letzter Stelle, nur noch in wenigen Exemplaren vorhanden, schliesst sich *Aedes aegypti* an, ebenfalls im Freien und in Gebäulichkeiten. Diese Sachlage gilt nicht nur für Mofu, sondern, wie Erhebungen gezeigt haben, im ungefähr gleichen Verhältnis auch für Ifakara. Nur dass im September infolge weiter fort-

TABELLE 26. — *Mücken in den Häusern und Hütten.*

	Missionsgebäulichkeiten						20 Eingeborenen Hütten		Kirche	
	Wohnhaus		Eingeborenen W. C.		Schlosserei					
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
<i>Culex fatigans</i>	86	44	29	30	67	22	148	36	63	29
<i>Culex cinereus</i>	—	—	121	94	—	—	—	—	—	—
<i>Taeniorhynchus africanus</i>	—	—	1	—	—	—	21	—	24	—
<i>Taeniorhynchus fuscopennatus</i>	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—
<i>Anopheles funestus</i>	—	—	—	—	—	—	64	12	5	—
<i>Aëdes circumluteolus</i>	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—
<i>Aëdes aegypti</i>	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aëdes simpsoni</i>	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—

TABELLE 27. — *Mücken im Freien: Auf Boys gefangen.*

	Cassia florida Wald	Hauptfangplatz	Bananenwald	Dorfplatz
<i>Culex fatigans</i>	—	6	—	5
<i>Culex cinereus</i>	3	—	—	—
<i>Taeniorhynchus africanus</i>	132	84	78	42
<i>Taeniorhynchus fuscopennatus</i>	21	37	23	12
<i>Taeniorhynchus metallicus</i>	19	9	13	—
<i>Anopheles funestus</i>	—	4	—	5
<i>Aedes circumluteolus</i>	69	45	27	—
<i>Aedes aegypti</i>	3	11	5	—
<i>Aedes simpsoni</i>	4	22	16	—

geschrittener Trockenheit in Ifakara die Stechmücken insgesamt stark dezimiert sind, was sich deutlich darin zeigt, dass es zu diesem Zeitpunkt dort möglich ist, nach Sonnenuntergang fast unbelästigt vor das Haus zu sitzen, während dies in Mofu unmöglich ist, sofern man sich nicht schützt, sei es durch Vermummung oder durch Repellent-Substanzen, oder dadurch, dass man sich auf eine Terasse im 1. Stock eines Hauses flüchtet, wo die Mückenplage deutlich geringer ist.

Wie stark die Stechmücken in Mofu fast am Ende der Trockenzeit noch auftreten, wo man in Ifakara schon ohne Moskitonetz schlafen könnte, zeigt folgende Tabelle:

TABELLE 28. — *Fang von Stechmücken am 9.10.49 vor dem Missionshaus in Mofu von 19 Uhr bis 20.30 auf 8 Boys.*

<i>Culex fatigans</i>	<i>Taen. africanus</i>	<i>Taen. fuscopen.</i>	<i>Anoph. funest.</i>	<i>Aëdes aegypti</i>	<i>Aëdes simpsoni</i>
13	132	36	12	8	9

Nachdem es sich gezeigt hatte, wie schwach vertreten *Aëdes aegypti* insgesamt war, wurde die ganze Schuljugend von Mofu instruiert und durch Prämien zur *Aëdes*-Auffindung angeregt, wobei mich der eingeborene Oberlehrer Pius weitgehend unterstützte. Tag für Tag wurde sodann das Gebiet von Mofu mit jeweils 10 bis 15 Boys systematisch durchgangen in der angegebenen Weise. Dabei stellte es sich heraus, dass mit einer einzigen Ausnahme in einem Bananenwäldchen im südlichen Teil Mofus nur noch in dem der Mission benachbarten Gebiet, hauptsächlich am Rande eines *Cassia florida*-Wäldchens, adulte *Aëdes aegypti* gefunden werden konnten.

Verglichen mit dem ganzen Gebiet war sofort ersichtlich, dass hier eine besonders üppige Vegetation vorherrschte. Die Hauptfangstelle selber war vorerst kaum zugänglich und bestand zur Hauptsache aus einem Citrus-Baum, dessen Äste bis auf den Boden reichten. Darum herum standen 2 m hohes Gras, Bananenstauden und Mangobäumchen. Dazu kommt noch, dass sich daran ein grösseres *Cassia florida*-Wäldchen, sowie ein Bananenwald anschlossen, wie das aus dem Plan (Abb. 16) ersichtlich ist.





Hier war gewissermassen das Réduit der letzten *Aedes aegypti* der Trockenzeit und es war deshalb naheliegend, die Brutplatznachforschungen auf dieses Gebiet und seine Umgebung zu konzentrieren.

Nachdem ein Dutzend *Aedes aegypti* hier und im angrenzenden Bananenwald zu Zuchtzwecken gefangen waren, begnügte ich mich damit, um nicht den ohnehin geringen Bestand zu gefährden.

*Aedes aegypti* erwies sich zu jeder Tageszeit als stechlustig, was auch von *Aedes simpsoni* gilt, im Gegensatz zu den anderen Stechmücken, deren erhöhte Aktivität in den Abendstunden und in den frühen Morgenstunden bekannt ist. Die *Culex*- und *Taeniorhynchus*-Arten, sowie *Aedes circumluteolus* fanden sich im ganzen Gebiet von Mofu, zur Hauptsache dort, wo Bananen-, Bambus-, Mango- oder Cassia-Vegetation etwas Schatten spendete.

### NATÜRLICHE BRUTPLÄTZE.

Nachdem eine Übersicht gewonnen war über die Mengen und das Verhältnis der vorhandenen Stechmücken, galt die Aufmerksamkeit den Brutplätzen. Schon bald nach der Regenzeit verschwinden sehr viele davon durch Austrocknung. Trotzdem gibt es für die nicht spezialisierten Mücken noch viele Möglichkeiten. Ein Beispiel dafür ist *Culex fatigans*, die in fast jede Wasseransammlung, wie immer sie auch beschaffen sei, ihre Eier ablegt. Innerhalb der Gebäulichkeiten in Waschschüsseln, Blumenvasen, alte Benzin- kannen, die in Tanganjika als Behälter für alles mögliche unentbehrlich sind; in der Kirche in die Weihwasserbecken; im Freien in Ziehbrunnen, in Grundwassertümpel und stehen gelassene Gefässe aller Art.

*Culex cinereus*-Larven wurden massenhaft in einem Eingeborenen-W.C. der Mission gefunden.

Was die *Taeniorhynchus*-Arten anbelangt, so konnten innerhalb des Dorfes keine Brutplätze entdeckt werden, wohl aber am ca. 200 m entfernten Fluss, wo an vielen Stellen stehendes Wasser vorhanden ist. Diese Stechmücken legen offenbar beträchtliche

#### ABB. 16.

B = Neubau, Br = Brunnen, E = Eingeborenen-Dorf, H = Hauptfangplatz,  
J = Mädchenhaus, K = Knabenhaus, Ki = Kirche, M = Missionshaus,  
S = Schuppen, Sp = Spital, St = Stall.

(Es sind nur die im Text beschriebenen Brutplätze angegeben)

Strecken zurück, machten wir doch einmal unliebsame Bekanntschaft mit ihnen, als wir anlässlich einer Exkursion in einem völlig ausgebrannten Savannengebiet übernachteten. Wir befanden uns mehrere Meilen von jeder menschlichen Siedlung und vom Fluss entfernt, weit und breit war alles völlig trocken und doch liessen uns *Taeniorhynchus africanus* und *T. fuscopennatus* die ganze Nacht keine Ruhe.

*Anopheles funestus* findet Brutmöglichkeiten rings um Mofu herum, wo sich, zum Teil fast unzugänglich, auch in der trockensten Zeit genügend Sumpfgebiet befindet. In Ifakara bilden Grundwassertümpel, die durch Ausheben von Lehm zum Hüttenbau entstanden sind, die wichtigsten *Anopheles*-Brutplätze. Erwähnt sei auch noch der Ententeich der dortigen Mission, in dem sich *Anopheles gambiae* entwickelte.

Was *Aedes aegypti* und *Aedes simpsoni* anbelangt, so fanden sich innerhalb des eigentlichen Dorfes Mofu keine Brutplätze und ich beobachtete, was auch von den Missionaren bestätigt wurde, dass die Eingeborenen im allgemeinen die Gewohnheit haben, ihre Tongefässe nach dem Auswaschen umgekehrt zum Trocknen aufzustellen, sodass keine Brutplätze entstehen. Dies tun sie allerdings nicht aus dieser Überlegung heraus, sondern weil sie zu wenig Behälter haben, um diese längere Zeit unbenützt stehen lassen zu können, wie das in zivilisierteren Gegenden der Fall ist, wo Konservenbüchsen, Aluminiumgeschirr und Gläser vorhanden sind. Insgesamt fanden sich im Eingeborenendorf nur 8 Brutplätze mit Larven von *Culex fatigans* innerhalb der Hütten in Tongefässen, wobei aber mit Sicherheit anzunehmen ist, dass solche Gelegenheiten während der *Aedes aegypti*-Saison auch von diesen zur Eiablage benutzt werden, wie man dies in grösseren Siedlungen immer wieder festgestellt hat [14].

Die einzigen *Aedes aegypti*-Larven entdeckte ich in der Kirche Mofu und zwar in zwei Weihwasserbecken, sowie in den 6 Flaschen die mit abgeschlagenen Hälsen als Blumenvasen auf dem Altar dienen. Dies konnten aber, trotz der geringen Gesamtzahl von *Aedes aegypti*, unmöglich die einzigen Ablagestellen sein. Um deshalb wenigstens ein gewisses Mass für die Eiablageintensität zu erhalten, bediente ich mich der „Bamboo-Pots“-Methode, wie sie von DUNN (1927) in Nigeria und von HARRIS (1941) in Tanganjika angewendet wurde [14, 18].

Als weitere künstliche Ablagestellen für *Aëdes*-Eier bewährten sich die Silico-Gele nach Deschiens (8b) in der Praxis nicht, infolge zu rascher Austrocknung.

### BAMBUS-GEFÄSSE.

Zur Herstellung derselben werden Bambusrohre mit einem innern Durchmesser von 5—7 cm direkt unter einem Knoten abgeschnitten und dann wieder ca. 20 cm darüber. Aus Schnur oder Draht wird eine Aufhängevorrichtung angebracht und jeder Bambus-Behälter mit einer Kontrollnummer versehen. Die Gefässe werden nun bis 5 cm unter den Rand mit Flusswasser gefüllt, das noch mit etwas Erde verunreinigt wird.

25 dieser künstlichen Brutplätze wurden hergestellt und verteilt. 5 davon brachte ich im Missionshaus unter, im W.C., wo 2 *Aëdes aegypti* gefangen wurden, und in 2 Vorrats- und Werkzeugkammern. Die weiteren 20 Bambus-Gefässe wurden am Hauptfangplatz und von dort aus dem Übergang vom Cassia florida- zum Bananenwald entlang aufgehängt, wie das aus dem Plan (Abb. 16) ersichtlich ist.

Nach 5 Tagen erfolgte die erste Eiablage im Bamboo-Pot Nr. 3 und innert weiteren 5 Tagen in den Gefässen Nr. 7, 10, 16 und 24, die folgendermassen plaziert waren:

TABELLE 29. — *Künstliche Brutplätze.*

Kontroll Nr.	Aufhängeort	Höhe über d. Boden	Befund	
3	Citrus	1 m 10	Eiablage	Die Larven schlüpfen nach dem Auffüllen der Gefässe.
7	Citrus	1 m 60	Eiablage	
10	Citrus	70 cm	Eiablage	
16	Mangifera	1 m 80	Eiablage	
24	Bambusa	70 cm	Eiablage	

Zu derselben Zeit erfolgten wieder weitere Eiablagen in den Weihwasserbecken und den Blumenvasen der Kirche, sodass angenommen werden kann, dass es sich dabei um eine andere



Population handelt als diejenige am Hauptfangplatz, welcher ja in nächster Nähe genug künstliche Brutplätze zur Verfügung standen. Für Markierungsversuche stand leider nicht genug Zeit zur Verfügung. Es erhob sich somit die Frage wo die *Aedes*-Weibchen im Normalfall ausser der Kirche noch ihre Eier ablegen. Als Möglichkeiten kamen noch Baumhöhlen und die Basis von Bananenstauden in Frage, wobei die Ersten Baumsaft enthalten und die Zweiten sehr oft dadurch recht feucht sind, als erhebliche Flüssigkeitsmengen immer wieder am Stamm herunterfliessen, wenn ein Blatt gebrochen wird.

An 10 verschiedenen Stellen im Bananenwald wurde deshalb die feuchte Basis von Bananenstauden erfolglos mit dem Binocular nach *Aedes*-Eiern abgesucht. 3 Baumhöhlen im *Cassia florida*-Wald, die noch genügend Flüssigkeit enthielten, damit sich hätten Larven entwickeln können, enthielten keine solchen, sondern nur Larven von *Pericoma spec.* sowie eine weitere reichhaltige Fauna, die aber nicht näher untersucht wurde. Eine Messung des pH-Wertes ergab in allen 3 Fällen starke Alkalität zwischen pH 9 und 10. Baummulden, die kein stehendes Wasser, sondern nur noch feuchte bis nasse Erde enthielten, wiesen ebenfalls durchwegs ein pH von 9—10 auf. Da es sich als unmöglich erwies, *Aedes*-Eier in einer Baummulde oder Höhle festzustellen, ging ich dazu über, 16

TABELLE 30.

Kontroll Nr.	Art des Brutplatzes vor dem Auffüllen mit Wasser	Befund am folgenden Tag nach dem Auffüllen
3	Baummulde in 2 m Höhe etwa 30 cm tief. Zu $\frac{2}{3}$ aufgefüllt mit Blättern und Erde. 3 cm überstehende, tiefbraune Flüss. pH ca. 10.	Frischgeschlüpfte <i>Aedes ae-</i> <i>gypti</i> und <i>Aë. simpsoni</i> - Larven enthaltend. Wasser hellbraun, pH zwischen 7 und 8.
4	Baummulde in 1,8 m Höhe, 12 cm tief, zur Hälfte mit Blättern und Erde aufge- füllt, wenig überstehende, tiefbraune Flüss. pH ca. 10.	Frisch geschlüpfte <i>Aedes ae-</i> <i>gypti</i> und <i>Aë. simpsoni</i> - Larven enthaltend. Wasser hellbraun, pH 7—8.
11	Baumhöhle in 30 cm Höhe, 5 cm tief, Blätter und Erde sowie 4 cm überstehende Flüss. enthaltend. pH ca. 9.	Frischgeschlüpfte <i>Aedes ae-</i> <i>gypti</i> -Larven enthaltend, Wasser dunkelbraun, pH 7—8.



mögliche Brutplätze im Cassia-Wald mit Wasser aufzufüllen. Schon am folgenden Tag ergab eine Kontrolle das Vorhandensein von frischgeschlüpften *Aëdes*-Larven in dreien der möglichen Brutplätzen, deren Beschaffenheit aus der vorhergehenden Tabelle 30 ersichtlich ist.

Die gleiche Methode wurde kurze Zeit darauf auch in Ifakara angewendet, wo bis auf ein einziges Exemplar von Anfang an (Mitte Juli) keine *Aëdes aegypti* gefunden werden konnten.

Und zwar wurden 18 mögliche Brutplätze bestimmt aus

376 *Cassia florida*

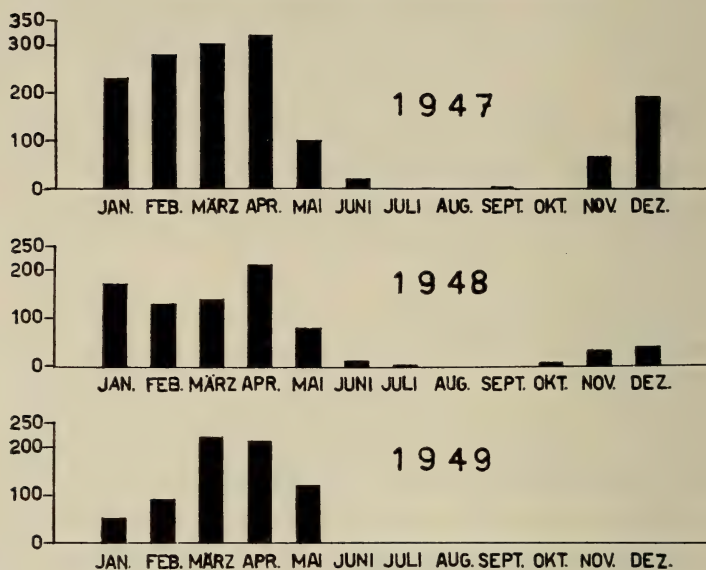
37 *Mangifera indica*

und 29 anderen Bäumen.

TABELLE 31.

Kontroll Nr.	Art des Brutplatzes vor dem Auffüllen mit Wasser	Menge Wasser	Befund 1 Tag später
4	<i>Cassia florida</i> Mulde in 60 cm. Höhe. 3 cm tief nasse Blätter und Erde enthaltend. Pericoma Larven. 10 m von Mädchenschule entfernt.	1 dl.	2 cm überstehend. Wasser mit einigen frischgeschl. <i>Aëdes aegypti</i> -Larven.
6	<i>Cassia florida</i> Mulde in 60 cm Höhe. 2 cm tief überstehend. Wasser, keine Larven. 100 m von nächster Behausung entfernt.	1 dl.	3 cm überstehend. Wasser mit einigen frischgeschl. <i>Aëdes aegypti</i> -Larven.
9	<i>Mangifera indica</i> . Mulde in 1,2 m Höhe. 7 cm tief feuchte Erde und Blätter enthaltend keine Larven, ca. 100 m von nächster Siedlung entfernt.	15 dl.	8 cm überstehend. Wasser mit sehr vielen frischgeschlüpften <i>Aëdes aegypti</i> sowie <i>Aë. simpsoni</i> -Larven.
10	<i>Cassia florida</i> Höhle in 1 m Höhe. 5 cm tief nasse Erde und Blätter enthaltend. 50 m. von nächster Behausung entfernt.	5 dl.	5 cm überstehend. Wasser mit sehr vielen frischgeschlüpften <i>Aëdes aegypti</i> und einigen <i>Aë. simpsoni</i> -Larven.
16	<i>Cassia florida</i> Mulde in 40 cm Höhe. 3 cm tief nasse Erde und Blätter enthaltend. Pericoma-Larven. 30 m von nächster Behausung entfernt.	2 dl.	3 cm überstehend. Wasser mit vielen frischgeschl. <i>Aëdes aegypti</i> -Larven.

# NIEDERSCHLÄGE IN MOFU



# NIEDERSCHLÄGE IN JFAKARA

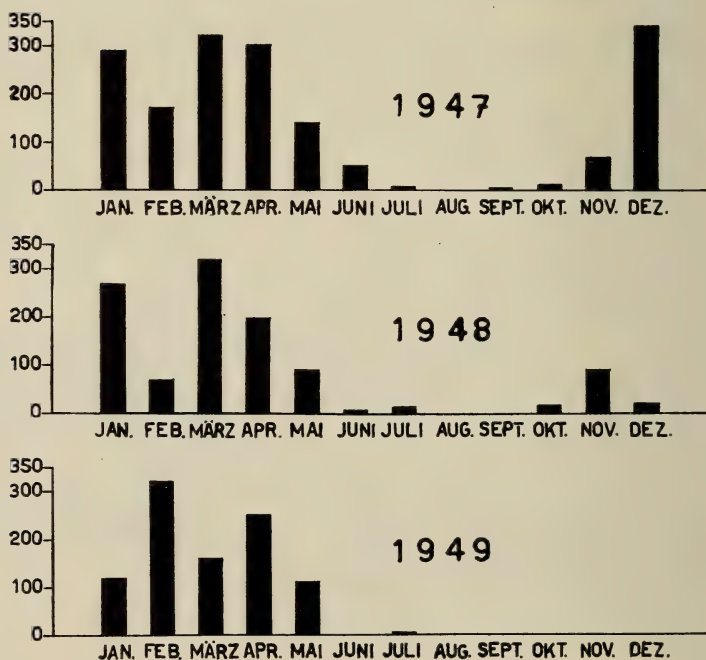


Abb. 17.

Nach dem Auffüllen mit Brunnenwasser konnten in 5 Fällen anderntags frischgeschlüpfte *Aèdes*-Larven festgestellt werden.

Über den Zeitpunkt der Eiablage kann in keinem Fall etwas Genaues gesagt werden. In Mofu kann das wenige Tage vor dem Auffüllen der Baummulden geschehen sein, was allerdings für Brutplatz Nr. 11 unwahrscheinlich ist, befindet er sich doch auf der anderen Seite des Cassia-Waldes, wo nie *Aèdes* angetroffen wurden. In Ifakara aber ist der Fall insofern interessant, als mit der schon erwähnten Ausnahme von einem einzigen *Aèdes* Weibchen, seit Mitte Juli keine *Aèdes aegypti* und auch keine *Aèdes simpsoni* mehr auftraten. Das bedeutet, dass die *Aèdes*-Eier mindestens  $2\frac{1}{2}$  Monate zuvor abgelegt wurden und die schlüpfbereiten Larven in den Eiern verharren bis sie nun durch eine künstliche Regenzeit Gelegenheit erhielten zu schlüpfen. Die Versuche in Mofu wurden Ende September unternommen und selbst wenn man annimmt, die Eier seien noch nicht lange abgelegt gewesen, so stand ihnen doch noch eine Trockenzeit von mindestens einem Monat bevor, da erst im November, wahrscheinlich sogar erst im Dezember so starke Regengüsse zu erwarten sind, dass sie genügen, die Baummulden wenigstens teilweise aufzufüllen. Siehe Regenkarten (Abb. 17). Im Extremfall bedeutet es also, dass die *Aèdes*-Eier eine Trockenperiode von 4—5 Monaten überdauern müssen. Dies bietet nun, wie Laborversuche im Tropeninstitut gezeigt haben, keinerlei Schwierigkeiten, sofern die Eier sich in einem genügend feuchten Milieu befinden, sodass sie vor gänzlicher Austrocknung bewahrt bleiben.

TABELLE 32.

Ablage der Eier am	Trockenlegung am	Larven zum Schlüpfen gebracht am	
31.3.49	1.4.49	2.11.49	Dauer der Trockenlegung im Zuchttraum bei 26 Cels. und 80–90% rel. Luftfeuchtigkeit konstant. 7 Monate
1.4.49	2.4.49		
2.4.49	4.4.49		

Nach Untersuchungen von GEIGY schlüpfen auch nach einer Trockenlegung von 8—9 Monaten noch vereinzelt Larven aus, doch erweisen sich während 16, 17 und 18 Monaten trocken

gelegte Eier wohl als entwickelt, die Larven sind aber abgestorben.

Rindenproben von den Brutplätzen Nr. 3 und 4 in Mofu und 6, 10 und 16 in Ifakara zeigten, dass die Eier innerhalb eines 2—3 cm breiten Gürtels über dem Flüssigkeitsniveau oder dem nassen Baumhöhleninhalt abgelegt werden. (Abb. 18).

Damit befinden sich die *Aedes*-Eier innerhalb des Gebietes in dem die Feuchtigkeit noch ins Holz hinaufzieht. Dasselbe konnte

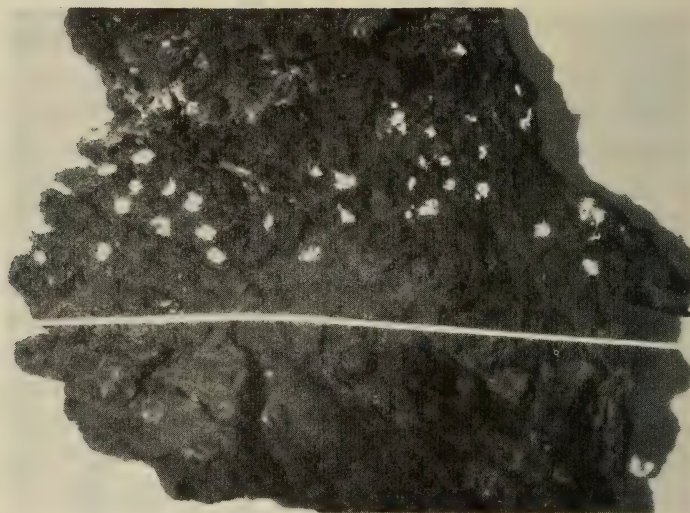


ABB. 18.

Rindenstück aus Cassia-Baumhöhle. Die weisse Linie gibt die Grenze an, bis zu welcher die Mulde mit nassen Blättern und Erde angefüllt war. Mit weissen Farbflecken sind die Ansammlungen von *Aedes*-Eiern markiert. Vergröss. 2 ×.

bei den künstlichen Brutplätzen, den Bambus-Gefässen festgestellt werden, wo besonders auch die feuchte Zone oberhalb des Wasserspiegels deutlich erkennbar ist. Nur wenige cm weiter oberhalb des Flüssigkeits- oder Feuchtigkeitsniveaus müssten die *Aedes*-Eier unweigerlich restlos austrocknen, sinkt doch die allgemeine, relative Luftfeuchtigkeit in Ifakara, sowohl als auch in Mofu täglich nahezu bis auf 50%, wie aus der folgenden Aufzeichnung des Thermohygrographen im *Cassia*-Wald von Mofu hervorgeht (Abb. 19).



## AUSLÖSUNG DER SCHLÜPFREAKTION.

Wie im experimentellen Teil gezeigt wurde, genügen schon 100 mg eines grünen oder dürren Baumblattes vollauf, um in 100 ccm Wasser aus trocken gelegten *Aëdes aegypti*-Eiern die

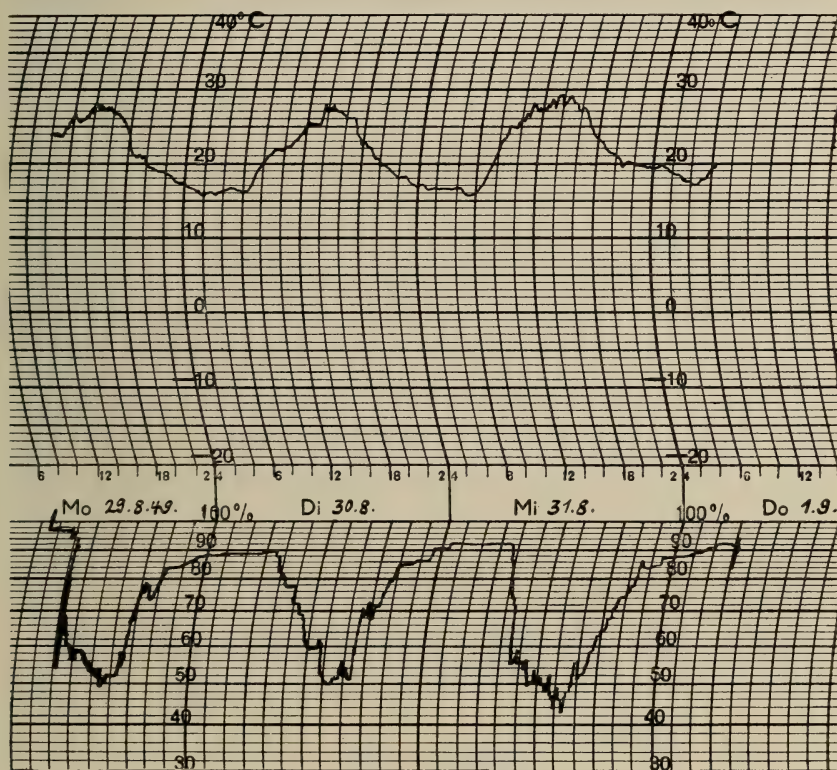


Abb. 19.

Standort: Cassia-Wald, 60 cm über dem Boden.

Registrierung: Temp. und rel. Feuchtigkeit vom 29.8—1.9.1949.

Larven zum Schlüpfen zu bringen. In den Baummulden fehlt es also nie an natürlichen Auslösern. Was die Brutplätze in den Blumentöpfen in der Kirche Mofu anbelangt, so gilt dafür dasselbe und in den Weihwasserbecken befand sich ein ca. 3 mm dicker aus Erde und pflanzlichen Resten bestehender Bodensatz, sodass

auch hier die Schlüpfbedingungen ohne weiteres erfüllt waren. In Tanganjika gibt es ja sowieso kein reines Wasser, da es, wenn künstlich gereinigt, durch Staub innert kürzester Zeit wieder beträchtliche Beimengungen enthält. Allzu klares Wasser wird auch von *Aedes* in der Natur als Brutplatz verschmäht, wie Bambusgefäß-Versuche gezeigt haben (HARRIS), weshalb diese künstlichen Brutplätze mit Flusswasser gefüllt und eine Woche vor Gebrauch stehen gelassen, oder, wie in unserem Falle, bewusst verunreinigt werden.

### REAKTION AUF KÜNSTLICHE AUSLÖSER.

Die in Mofu gefangenen *Aedes aegypti* konnten schon dort in kleinen Gaze Käfigen ( $12 \times 8 \times 8$  cm) zur mehrfachen Eiablage auf nassen Fließblättern gebracht werden. Diese Eier wurden 1 bis 2 Tage nach Ablage trocken gelegt und mit noch mehr Eiern, die unterdessen im Zuchtraum des Tropeninstitutes produziert wurden, zu den aus dem experimentellen Teil bekannten Schlüpfversuchen verwendet, wovon 2 Beispiele folgen:

TABELLE 33. — *Aedes aegypti* Mofu.  
Nr. 273. Vitamin C als Schlüpfaktor.

Datum		
22.28.9	Ablage der Eier und Trockenlegung 1 Tag später.	
28.10	Je 50 kontrollierte, pralle Eier in 100 ccm Leitungswasser von 25 Grad gebracht und 2 Std. stehen gelassen.	
	a) Danach: Zugabe von 10 mg Vitamin C. nach 7' erste Larven nach 60' viele Larven nach 120' 3 Larven	b) — — —
29.10	—	+ 10 mg Vit. C. nach 8' erste Larven nach 60' 49 Larven
30.10	—	—
	Total: 48 Larven	49 Larven

- TABELLE 34. — *Aëdes aegypti* Mofu.

Nr. 274. Schweflige Säure als Schlüpfaktor.

Datum		
22.28.9	Ablage der Eier und Trockenlegung 1 Tag später.	
28.10.49	Je 50 kontrollierte, pralle Eier in 100 ccm Leitungswasser von 25 Grad gebracht und 2 Std. stehen gelassen, ohne dass Larven schlüpften, mit einer einzigen Ausnahme.	
	a) Danach: Zugabe von 1 Tropfen schwefliger Säure nach 7' erste Larven nach 60' 49 Larven	b) 1 Larve geschlüpft. — —
29.10	—	— + 1 Tropfen schwefliger Säure nach 9' erste Larven nach 60' 45 Larven nach 90' 2 Larven
30.10	—	—
	Total: 49 Larven	48 Larven

Damit ist erwiesen, dass die Larven von wildgefangenen *Aëdes aegypti* genau gleich reagieren, wie diejenigen, die aus jahrelangen Zuchten stammen.

Des weiteren zeigten dieselben Versuche mit *Aëdes simpsoni*, dass auch diese Art die im experimentellen Teil erwähnten Eigenheiten der Gelbfiebermücke aufweist.

## SISALPLANTAGEN UND GELBFIEBERMÜCKEN.

Da sich mir im August 1949 Gelegenheit bot, einige Zeit in Kilosa, ca. 170 km nördlich von Ifakara, zu verweilen, einer Bahnstation die rund 260 km (Luftlinie) von Daressalam entfernt und von ausgedehnten Sisalplantagen umgeben ist, benützte ich die Gelegenheit, einer in Pflanzerkreisen vertretenen Ansicht nachzu-



gehen, wonach Sisalplantagen das Vorkommen von *Aedes aegypti* fördern würden.

Parallelen dazu sind bei den *Anophelen* bekannt, die den kultivierten Gebieten folgen, weil sie, aus verschiedenen Gründen je nach Art, in Zuckerrohr-, Kautschuk- oder Kakaoplantagen



Abb. 20.

Blick auf ein Feld der Ilonga-Sisal-Plantage.

vermehrte und günstigere Brutmöglichkeiten finden als in der vorher unbebauten Landschaft.

Zu diesem Zweck inspizierte ich 3 grosse Sisal-Plantagen mehrere Male, um in dieser Hinsicht die Möglichkeiten zu erwägen und zwar die Ross-Company, die Ilonga-Estate und die Scutari-Estate, in einer Entfernung von etwa 3, 8 und 20 km von Kilosa.

Vorkommen von Stechmücken: Ohne alle Einzelheiten zu erwähnen, zeigte es sich, dass auf allen 3 Stationen massenhaft Stechmücken vorhanden waren, die sich indessen fast ausnahmslos als *Culex fatigans* beiderlei Geschlechts erwiesen. Hauptsächlich in den Fabrikgebäulichkeiten, infolge der ständigen Anwesenheit vieler Leute, fanden sich die Mücken zu tausenden in



jeder dunklen Ecke, sogar in den lärmerfüllten Maschinenhallen, in Röhren, stillstehenden Maschinen und Werkzeugkästen. Die Arbeitersiedlungen boten ein ähnliches Bild und im Vergleich mit den Befunden in Kilosa selbst, ergab sich folgende Situation:

Nach einer rund 2 Monate dauernden Trockenheit sind im ganzen Gebiet von Kilosa keine Gelbfiebermücken mehr zu finden, also gleich wie in Ifakara, das über 100 km weit von der nächsten

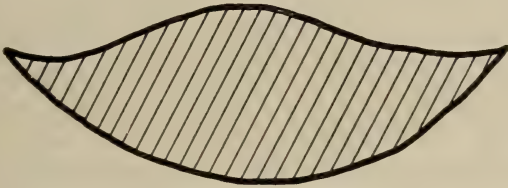


Abb. 21.

Querschnitt durch die Basis eines Sisal-Blattes.

Plantage entfernt ist. Vorhanden sind in grösserer Zahl vor allem *Culex fatigans*, zahlenmässig stark zurückbleibend treten *Anopheles gambiae* und *A. funestus* auf, sodass keineswegs der Eindruck bestehen kann, die Plantagen würden dem Vorkommen von *Aëdes aegypti* Vorschub leisten. Aus den Protokollen der den lokalen Behörden unterstehenden Malariaequipe, bestehend aus einem geschulten Eingeborenen und mehreren Arbeitern, die mir alle tatkräftig zur Verfügung standen, war ersichtlich, dass während der Regenzeit die Gelbfiebermücke in gewohnter Weise auftritt.

**Brutplätze:** Die Sisalblätter werden maschinell zerquetscht und zerfasert und die Rückstände mit heraufgepumptem Grundwasser ausgewaschen. Der abfliessende, stark sauer reagierende Quetschsaft wird abseits geleitet und auf das umliegende Land verteilt, so dass das Wasser versickert und verdunstet und die Pflanzenrückstände austrocknen, sodass sie nach einiger Zeit angezündet werden können, wodurch wieder neue Flächen frei werden. Dieses Kanalsystem kann nun ziemlich ausgedehnt sein und bietet zum Teil ideale Brutplätze für *Culex fatigans*, hingegen nicht für *Aëdes aegypti*, da diese kleinere, beschattete und nicht erdige Wasseransammlungen vorziehen [14].

Was die Arbeitersiedlungen anbelangt, so bieten sie eher weniger Brutmöglichkeiten für Stechmücken als ein gewöhnliches

Eingeborenendorf, da von den Gesellschaften selber in dieser Beziehung Vorkehrungen getroffen werden durch Einsatz von eigenen Mückenequippen.

Auf diese Weise blieben noch die eigentlichen Sisalfelder als mögliche Brutplätze für *Aedes aegypti* zu untersuchen. Auf den ersten Blick scheint es denn auch, dass die Sisalagave (*Agave rigida* var. *sisalana*) in ihren Blattwinkeln Brutmöglichkeiten bieten könnte. Im Gegensatz zu verschiedenen Bromeliaceen die als *Anopheles*brutplätze bekannt sind, sammeln die Agaven das Regenwasser aber nicht, und was davon in den Blattwinkeln zurückgehalten wird, ist infolge der erhöhten Mitte der Blattbasis so gering, dass es schon nach kurzer Zeit verdunstet ist (Abb. 21).

Zudem sind die Sisalfelder völlig unbeschattet und ausserordentlich heiss und trocken, sodass auch für *Aedes*-Eier die am Ende der Regenzeit in die Sisalstauden abgelegt würden, keine Chance bestünde, die Trockenzeit zu überstehen, wie das die im ersten Teil genannten Bedingungen hiefür erkennen lassen. Dies gilt auch für die alten, mehr oder weniger wagrecht herausstehenden Sisalblätter, in deren muldenartiger Blattspreite im Laborversuch *Aedes*-Larven bis zum Puppenstadium aufgezogen werden können.

**Schlussfolgerungen:** Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Ansicht unzutreffend ist, wonach die Sisalplantagen das Vorkommen von *Aedes aegypti* fördern. Bestätigt wurde dieser Befund durch eine briefliche Mitteilung von W. Victor HARRIS, von der Kawanda Research Station, Kampala in Uganda, wonach es ihm nicht einmal während der Regenzeit gelang, in Morogoro (ca. 50 km östlich von Kilosa) aus Sisalstauden unter natürlichen Verhältnissen *Aedes*-Puppen zu erhalten.

Andererseits zeigte es sich, dass tatsächlich die Wassergräben der Sisalfabriken der Massenentwicklung von *Culex fatigans* Wied. Vorschub leisten.

## RÉSUMÉ DES ZWEITEN TEILES.

1. *Aedes aegypti* tritt nach den Untersuchungen von HARRIS während der Regenzeit in Tanganjika in beträchtlicher Stärke auf. Trockenperioden reduzieren innert kurzer Zeit den Bestand sehr

stark. Eigene Untersuchungen zeigten, dass in Ifakara etwa 2 Monate nach der diesjährigen (1949) Regenzeit, keine *Aëdes aegypti* mehr vorhanden waren, wogegen sie in Mofu, einem feuchteren Gebiet, noch Ende September in wenigen Exemplaren gefunden wurden und zwar nur noch in dem am dichtest bewachsenen Teil. Dies also nach einer rund 4 Monate dauernden Trockenzeit.

2. Die Trockenheitsresistenz der Eier befähigt diese, in Baumhöhlen, etwas oberhalb einer Flüssigkeits- oder auch nur Feuchtigkeitsreserve, der gänzlichen Austrocknung monatelang zu widerstehen, sodass, wenn ein tropischer Regen günstige Bedingungen für die Larven schafft, diese innert kurzer Zeit schlüpfen.

3. In der Natur sind die Schlüpfbedingungen immer durch organische Bestandteile gegeben, seien es Blätter, Erde, oder Holzteile.

4. Was die Junglarven von *Aëdes aegypti* anbelangt, so reagieren sie im Laborversuch genau gleich auf die künstlichen Schlüpfaktoren, wie die aus den langjährigen Zuchten stammenden.

5. Das Gesagte gilt im gleichen Masse auch für *Aëdes simpsoni*.

6. Die Ansicht wonach die Sisalplantagen das Vorkommen von *Aëdes aegypti* fördern, erwies sich als unzutreffend.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- [1] 1917. ATKIN, E. and BACOT, A. *The relations between the hatching of the eggs and development of the larvae of Steg. fasc. and the presence of bacteria and yeasts.* Parasitology 9, p. 482, 1917.
- [2] 1917-18. BACOT, A. *A note on the period during which the eggs of Steg. fasc. from Sierra Leone stock retain their vitality in a humid atmosphere.* Parasitology 10, p. 280-283, 1917-1918.
- [3] 1945. BODENSTEIN, D. *The corpora allata of mosquitoes.* 44 Report of the Connecticut State Entomol. Bull. 488, June 1945.
- [4] 1946. BODENSTEIN, D. *A study of the relationship between organ and organic environment in the post embryonic development of the Yellow Fever Mosquito.* 45 Report of the Connecticut State Entomologist. Bull. 501, August 1946.



- [5] 1938. BUCK, A. DE. *Das Exochorion der Stegomyia Eier*. Proc. roy. Acad. Amsterdam, 41, p. 677-683, 1938.
- [6] 1927. BUXTON, P. A. and HOPKINS, G. H. E. *Researches in Polynesia*. Mem. Ser. London School of Hyg. Trop. Med., 1, 1927.
- [7] 1947. CAIRES, P. F. DE. *Aedes aegypti control in the absence of a piped potable water supply*. Am. J. Trop. Med., vol. 27, p. 733-743, 1947.
- [8] 1941. CORNELL, W. A. *Hatching Response of Aedes sollicitans*. Jour. of Econ. Ent., April 1941.
- [8b] 1949. DESCHIENS, R. ET PICK, F. *Le choix des surfaces de ponte des Aedes aegypti (Steg. fasc.) dans des conditions expérimentales*. Acta Trop. Vol. 6. S. 1-12, 1949.
- [9] 1900. ESCHERICH, K. *Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden*. Abhandl. d. Kaiserl. Leop. Carol. deut. Akad. d. Naturf. 77, p. 299-357, 1900 b.
- [10] 1931. GEIGY, R. *Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'œuf de Drosophila melanogaster (castration et mutabilité)*. Rev. Suisse Zool., 38, n° 10, 1931.
- [11] 1949. GEIGY, R. und GANDER, R. *Äuussere Einwirkungen beim Schlüpfen von Aedes aegypti aus dem Ei*. Acta Tropica, Vol. 6, Nr. 2, 1949.
- [12] 1941. GJULLIN, C. M. *The Necessity of a low oxygen concentration for the Hatching of Aedes Mosquitos Eggs*. Jour. of Cellular and Comparative Physiology, Vol. 17, Nr. 2, 1941.
- [13] 1939. GJULLIN, C. M., YATES, N. W. and STAGE, H. H. *The effect of certain chemicals on the hatching of mosquito eggs*. Science N. Y., p. 539-540, I, 1939.
- [14] 1942. HARRIS, W. V. *Notes on Culicine Mosquitoes in Tanganjika Territory*. Bull. Entomol. Res., Vol. 33, Part 3, Sept. 1942.
- [15] 1946. HATCHETT, S. P. *Chlorine as a possible ovicide for Aedes aegypti eggs*. Health Reports 61, Nr. 19, p. 683-685, 10 Mai 1946.
- [16] 1933. HECHT, O. *Die Blutnahrung, die Erzeugung der Eier und die Überwinterung der Stechnückenweibchen*. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. 37, Beih. 3, 1933.
- [17] 1926. HEYMONS, R. *Über Eischalensprenger und den Vorgang des Schlüpfens aus der Eischale bei den Insekten*. Biol. Zentralbl. 46, 1926.
- [18] 1947. HOCKING, K. S. *The use of bamboo pots to indicate Aedes prevalence*. Bull. Entomol. Res., Vol. 38, p. 327-333, 1947.
- [19] 1941. JOHANNSEN, O. A. and BUTT, F. H. *Embryology of Insect and Myriapods*. New York and London, 1941.
- [20] 1939. KRAUSE, G. *Die Eitypen der Insekten*. Biolog. Zentralblatt 59, Heft 9/10, 1939.



- [21] 1933. LEWIS, D. J. *Observations on Aëdes aeg. L. under controlled atmospheric conditions.* Bull. entomol. Res. 24, p. 363-372, 1933.
- [22] 1915. MAC GREGOR, M. E. *Notes on the rearing of Steg. fasc. in London.* J. Trop. Med. Hyg. 18, p. 193, 1915.
- [23] 1938. MATHIS, M. *Influence de la nutrition larvaire sur la fécondité du Stégomyia fasc.* Bull. Soc. Path. exot. Paris, 31, p. 640-646, 1938.
- [24] 1936. PAGAST, F. *Über Bau und Funktion der Analpapillen bei Aëdes aeg. L.* Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol., 56, p. 183-218, 1936.
- [25] 1937. PAWAN, J. L. *Functions of the oesophageal diverticula of Steg. fasc. and Anopheles tarsimaculatus.* Ann. trop. Med. 31, p. 379-382, 1937.
- [26] 1934. RAYMOND, C. S. and PUTNAM, P. *The Biology of Steg. fasc. under laboratory conditions.* Proceedings of the Entomol. Soc. of Washington, Vol. 36, Nr. 7, Oct. 1934.
- [27] 1927. ROUBAUD, E. *L'éclosion de l'œuf et les stimulants d'éclosion chez le moustique de la fièvre jaune.* C. R. Acad. Sciences, 185, 1927.
- [28] 1927. — *Faits nouveaux concernant la vie et la destruction du moustique de la fièvre jaune.* C. R. Acad. Sciences coloniales, 16 nov. 1927.
- [29] 1929. — *Recherches biologiques sur le moustique de la fièvre jaune. Aëdes argenteus Poiret. Facteurs d'inertie et influences réactivantes du développement. Les œufs durables, etc.* Ann. de l'Inst. Pasteur, 43, p. 1093-1209, 1929.
- [30] 1927. ROUBAUD, E. et COLAS-BELCOUR, J. *Action des diastases dans le déterminisme d'éclosion de l'œuf chez le moustique de la fièvre jaune (Steg. fasc.).* Ann. de l'Inst. Pasteur, 43, p. 644-655, 1927.
- [31] 1929. — — *Actions des diastases et des facteurs microbiens solubles sur l'éclosion des œufs durables du moustique de la fièvre jaune.* Ann. de l'Inst. Pasteur, 43, Paris, 1929.
- [32] 1939. — — *Des conditions expérimentales de la fertilisation et de la ponte chez l'Aëdes geniculatus.* Bull. Soc. Path. exot. 32, Paris, p. 502-505, 1939.
- [33] 1942. ROUBAUD E. et GRENIER, P. *Quelques observations sur l'aliment des larves des culicides (facteurs B et substances protéiques).* Bull. Soc. Path. exot. 35, n° 6-8, p. 215-219, Paris, 1942.
- [34] 1936. ROY, D. N. *On the role of blood in ovulation in Aëdes aegypti L.* Bull. entomol. Res. 27, p. 423-429, 1936.
- [35] 1934. ROZEBOOM, L. E. *The effect of bacteria on the hatching of mosquito eggs.* Amer. J. Hyg., Vol. 20, p. 456-501, 1934.

- [36] 1935. ROZEBOOM, L. E. *The relation of bacteria and bacterial filtrates to the development of mosquito larvae*. Amer. J. Hyg. 21, p. 167-179, 1935.
  - [37] 1939. SHANNON, Raymond, C. *Methods for collecting and feeding mosquitoes in jungle yellow fever studies*. Amer. J. trop. Med. 19, p. 131-140, 1939.
  - [38] 1931. SIKES, Enid K. and WIGGLESWORTH, V. B. *The hatching of insects from the egg, and the appearance of air in the tracheal system*. Quart. J. microsc. Sci. NS 74, p. 165-192, 1931.
  - [39] 1901. THEOBALD, F. V. *A monograph of the Culicidae of the World*. London, 1901.
  - [40] 1943. THOMAS, H. D. *Preliminary Studies on the Physiology of Aedes aeg. I. The Hatching of the Eggs under sterile Conditions*. J. Parasit. 29, Nr. 5, p. 324-328, Lancaster, Pa., 1943.
  - [41] 1935. TRAGER, W. *The culture of mosquito larvae free from living microorganism*. Amer. J. Hyg. 22, p. 18-25, 1935.
  - [42] 1935. — *On the nutritional requirements of mosquito-larvae (Aedes aeg.)*. Amer. J. Hyg. 22, p. 475-493, 1935.
  - [43] 1937. — *A growth factor required by mosquito larvae*. J. of exper. Biol. 14, p. 240-251, 1937.
  - [44] 1938. TRAGER, W. and SUBBAROW, Y. *The chemical nature of growth factors required by mosquito larvae: I. Riboflavin and thiamin*. Biol. Bull. 75, p. 75-84, 1938.
  - [45] 1938. WANG LO-SHAN. *A comparative study of the oxygen requirement of mosquito larvae*. Chin. med. J., Suppl.-Bd. 2, p. 487-493, 1938.
  - [46] 1864. WEISMANN, A. *Die Entwicklung der Dipteren*. Leipzig, 1864.
  - [47] 1947. WIGGLESWORTH, V. B. *The principles of insect physiology*. London, 1947.
-

ZOOLOGISCHE ANSTALT DER UNIVERSITÄT BASEL

Vorsteher: Prof. Dr. A. PORTMANN.

Vergleichende Untersuchungen über das  
 Juvenil- und Adultkleid  
 bei der Amsel (*Turdus merula* L.)  
 und beim Star (*Sturnus vulgaris* L.)

von

**Rudolf GÖHRINGER**

Mit 47 Textabbildungen.

## INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Einleitung . . . . .	280
Material . . . . .	281
Methode und Begriffe . . . . .	282
Vergleichend-morphologischer Teil . . . . .	284
I. Der Ramus . . . . .	284
1. Die Ramusinsertion . . . . .	285
2. Der Abstand der Rami . . . . .	286
3. Der Winkel Ramus-Schaft . . . . .	289
4. Umschlagsfedern . . . . .	290
II. Die Radien . . . . .	291
1. Die Dunenradien . . . . .	291
2. Die Spiessradien . . . . .	296
3. Die Haken-und Bogenradien . . . . .	299

	Seite
III. Die Verteilung der Haken- und Bogenradien in Abhängigkeit von verschiedenen Körperregionen . . . . .	307
IV. Der Afterschaft . . . . .	310
V. Die Pigmentierung . . . . .	322
1. Dunenteil . . . . .	323
2. Fahnteil . . . . .	324
Experimenteller Teil . . . . .	333
Rupfversuche (Material, Methode, Beschreibung der Versuche)	
a) Versuche an der Amsel . . . . .	342
b) Versuche am Star . . . . .	345
c) Versuche am Wellensittich . . . . .	346
Diskussion der Ergebnisse . . . . .	348
Zusammenfassung. . . . .	354
Literaturverzeichnis . . . . .	356

## EINLEITUNG

Das Thema dieser Untersuchung ergibt sich aus der Tatsache, dass von einer einzigen Federanlage, mit ihrem während des ganzen Lebens embryonal bleibenden Gewebe, im Laufe des postembryonalen Daseins verschieden strukturierte und gefärbte Federn erzeugt werden können. Im einfachsten Falle wird ein Dunenkleid des Nesthockers oder Nestflüchters durch ein Jugendkleid ersetzt, während dieses seinerseits wieder vom Adultkleid des geschlechtsreifen Tieres abgelöst wird. Meist aber sind die Verhältnisse viel verwickelter, indem innerhalb der drei genannten Federformen nochmals einzelne Federgenerationen, z. B. zweites Jugendkleid, Sommer--Winterkleid usw., auftreten können.

Die morphologischen Arbeiten befassen sich einerseits mit der Allgemeinstruktur und den Spezialbildungen der Adultfedern (ELSÄSSER 1925, SICK 1937) usw. anderseits mit den embryonalen und postembryonalen Pteryloseverhältnissen. Dabei wird im Allgemeinen mit dem Vorhandensein des Teleoptils die adulte Stufe als erreicht betrachtet. Die verschiedene Ausbildung dieser ersten „adulten“ Federgeneration, d. h. der Juvenilfeder, wird im



Vergleich zu den folgenden deshalb nur nebenbei gestreift und als auffällige Unterschiede der Juvenilfeder gegenüber einer Adultfeder ihre andersgeartete Pigmentierung und ihre lockere, einfachere Struktur erwähnt. Die eingehendere Prüfung dieser Unterschiede, d. h. das Verhältnis von Juvenil- zu Adultfeder ergibt das Thema für die vorliegende Arbeit.

Im Zusammenhange mit dieser Fragestellung lassen sich zwei grosse, verschiedene Problemkreise unterscheiden:

1. Welches sind die morphologischen Unterschiede zwischen der Juvenil- und Adultfeder ?

Es kann auf diese Frage nur eine Antwort gegeben werden, indem man die entsprechenden Teile der einzelnen Federn des Jugend- und Adultkleides miteinander vergleichend morphologisch betrachtet.

2. Zu welchem Zeitpunkt kann das Federblastem erstmals eine Adultfeder bilden ?

Es wird also experimentell die Generationsfolge der Federn untersucht. Aus der Literatur sind verschiedene Vögel, z. B. Raubvögel bekannt, die mehrere Jugendkleider besitzen, während bei andern nur ein einziges Juvenilkleid vorkommt. Es stellt sich nun die Frage, ob bei den letztgenannten Formen ebenfalls Zwischenstufen auftreten könnten, die aber infolge Fehlens einer natürlichen Mauser normalerweise nicht zur Ausbildung gelangen.

Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. PORTMANN, Vorsteher des Zoologischen Institutes in Basel, für seine wohlmeinenden Ratschläge und die umsichtige Leitung dieser Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

## MATERIAL

Zu den Untersuchungen wurden bei uns weit verbreitete Formen aus der Ordnung der Passerinen herangezogen. Als Material dienten die Federn der Amsel (*Turdus merula* L.) und vom Star (*Sturnus vulgaris* L.). Bei der Wahl der Arten musste auch berücksichtigt werden, dass die Formen leicht erhältlich und ohne grosse Schwierigkeiten in Gefangenschaft gehalten werden konnten, da eng mit den morphologischen Untersuchungen auch solche über

die Entwicklungsphysiologie der Feder verknüpft sind. Ein Teil der Staren wurde am 12—14. Postembryonaltag aus Nistkästen in den Anlagen von Basel und Umgebung ausgenommen und am hiesigen Institut aufgezogen. Der andere stammte aus der Gegend des Baldeggersees. Sie wurden mir freundlicherweise von Herrn J. BUSSMANN aus Hitzkirch zugeschickt. Es sei ihm hier mein bester Dank ausgesprochen.

Als zweites Versuchstier kam die Amsel in Frage. Die für die Untersuchungen benötigten Tiere stammten alle aus der Gegend von Basel. Im Alter von 9—13 Tagen wurden sie den Nestern entnommen und wie die Staren aufgezogen. Neben dem gewöhnlichen Fleischfutter erhielten die Tiere, um einer Avitaminose vorzubeugen, alle zwei Tage Nestrovit und Knochenmehl. Die Fütterungszeiten wurden den natürlichen Verhältnissen möglichst genau angepasst, um ein normales Wachstum der Versuchstiere zu erreichen.

## METHODE UND BEGRIFFE

Die Federn wurden aus den verschiedenen Körperregionen mit einer Pincette gerupft, zur Reinigung in mehrmals gewechseltem Alkohol geschüttelt und anschliessend zum Entfernen der letzten Verunreinigungen und zum schnellen Trocknen mit Schwefeläther behandelt. Um eine möglichst genaue Übersichtszeichnung der Gesamtfeder zu erhalten, wurde sie einzeln auf einen Objektträger gebracht und mit einem Deckglas bedeckt. Als Befestigungsmittel für die Deckgläser benützte ich eine Mischung von Colophonium und wasserfreiem Wollfett. Diese Mischung hat den Vorteil, dass sie bei gewöhnlicher Zimmertemperatur sehr hart ist, bei höherer Temperatur dünnflüssig wird und nach dem Erkalten aber sofort wieder erstarrt. Diese, nur in Luft eingebetteten Federn, wurden in einen photographischen Vergrösserungsapparat gelegt, und es war ein Leichtes, den einzelnen Rami nachzufahren und so ein genaues, vergrössertes Bild der Feder zu erhalten. Für die Untersuchung der Radien wurden die Rami unter einer binokularen Lupe einzeln abgetrennt und wechselweise Dorsal-Ventralseite nach oben unter Deckgläser gebracht. Auch hier wurde kein

Einschlussmittel verwendet, weil die zwei in Frage kommenden, Glyceringelatine und Canadabalsam, sich als ungünstig herausstellten. Für die Untersuchung der Färbungsverhältnisse dagegen wurden die Radien in Canadabalsam eingelegt. Da dieser beinahe den gleichen Brechungsindex wie das Keratin besitzt (Canadabalsam  $n = 1,54$ , Keratin  $n = 1,52$ ), verschwindet der Umriss der Radien fast ganz und es tritt dafür sehr deutlich die Pigmentierung durch das Melanin hervor.

In der älteren Literatur wurden für die einzelnen Teile der Feder verschiedene Namen gebraucht, so dass es oft nicht leicht ist, sich zurecht zu finden. STRESEMANN machte 1929 den Vorschlag, die verschiedenen Teile, soweit es geht, neu und eindeutig für alle Formen gleich zu benennen. Da diese Nomenklatur sehr klar ist, verwende auch ich die dort angegebenen Bezeichnungen in meiner Arbeit (Fig. 1).

Das Mittelstück der Feder wird als Kiel (Scapus) bezeichnet. Es zerfällt in einen kurzen Anfangsteil, die Spule.

Sie sitzt im Federfollikel, ragt nur wenig über die Hautoberfläche und ist von jeglichen Anhängen vollkommen frei. Daran anschliessend beginnt der eigentliche Schaft, die Rhachis. Von ihm gehen, je nach Art und verschiedener Entfernung von der Federbasis, in verschiedenen Winkeln die Rami (sekundäre Kiele) ab. Die Rami ihrerseits tragen wiederum Fortsätze, die Radien (Fasern). An den Radien können eine breite Basallamelle mit ventralen Zähnen und ein schmales fadenförmiges Endstück, das Pennulum mit Haken und Fortsätzen, unterschieden werden. Die gegen die Basis des Ramus gerichtete Seite der Basallamelle ist oft verdickt und wird als

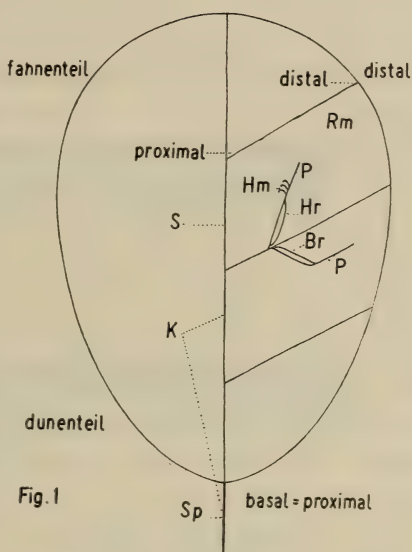


Fig. 1

FIG. 1.

Schema einer Konturfeder. Br Bogenradius = Proximalradius, Hr Hakenradius = Distalradius, K Kiel, P Pennulum, S Schaft, Sp Spule.



dorsale Kante bezeichnet. Ihr gegenüber, nach der Ramusspitze weisend, liegt die flache, oft unregelmässig verlaufende ventrale Kante. Die Spule bildet die Basis, die Spitze das distale Ende einer Feder. Es wird alles, was nach der Basis gerichtet ist, als basal oder proximal (z. B. die Bogenradien = Proximalradien), alles nach der Spitze weisende als distal (z. B. die Hakenradien = Distalradien) bezeichnet. Daneben wird mit proximal und distal auch die Entfernung der einzelnen Radien an den verschiedenen Rami von deren Insertionsstelle am Schaft angegeben. Man kann daher von proximalen Distalradien wie von distalen Proximalradien sprechen. Die gegen die Körperoberfläche gerichtete, konkave Seite der Feder heisst die Ventralseite, die vom Körper wegweisende, konvexe, die Dorsalseite.

Zur Feder als Ganzem sei bemerkt, dass unter Juvenil- und Adultfeder immer die ausgewachsene Konturfeder verstanden wird. Es wird mit diesen Bezeichnungen einerseits die Entstehungszeit und anderseits die Federstruktur ausgedrückt: d. h. v o r der Juvenilmauser gebildet, juvenil, Jugendkleid, oder n a c h dieser adult, Adultkleid. Wie später gezeigt wird, können neben dem Normalfall experimentell noch Extrafedergenerationen erzeugt werden. Die Federn dieser Kategorie werden ihrer Zwischenstellung wegen als Umschlagsfedern bezeichnet.

Die Zeichnungen wurden von Fräulein S. Baur ausgeführt. Es sei ihr hier bestens gedankt. Ebenso bin ich Herrn Professor Dr. F. Bürki für seine Unterstützung bei der Herstellung der Federphotographien zu grossem Dank verpflichtet.

## VERGLEICHEND-MORPHOLOGISCHER TEIL

### I. DER RAMUS.

Betrachtet man nebeneinander eine gleich grosse juvenile und eine adulte Feder, so fällt von blossem Auge der lockere Bau der Juvenilfeder sofort auf. Diese Tatsache ist rein makroskopisch zu sehen und kann daher primär nichts mit den Radien zu tun haben, da diese bei den untersuchten Formen infolge ihrer Kleinheit nicht ohne Lupenvergrösserung deutlich zu sehen sind. Es muss dieser



Unterschied also mit der Anzahl der Rami und deren Abstände im Zusammenhang stehen.

### 1. Die Ramusinsertion.

Bei den Untersuchungen, die im Zusammenhang mit der Federmorphologie gemacht wurden, schenkte man der Insertion des Ramus am Schaft keine Beachtung. Es sind sehr viele Zeichnungen und Beschreibungen der Gesimsbildung der Radien bei verschiedenen Formen und damit auch Querschnitte von Rami vorhanden. Über die Insertion des Ramus hingegen bestehen nur

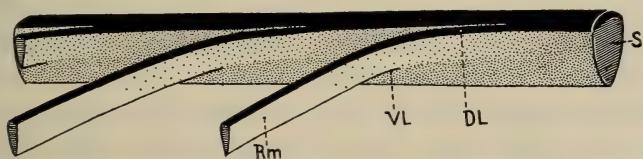


Fig. 2

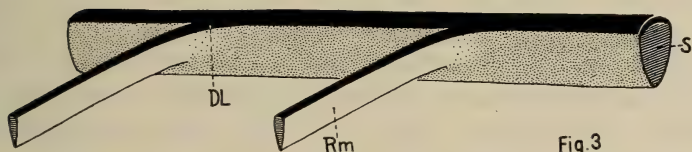


Fig. 3

FIG. 2. Insertion des Ramus am Schaft. Adultfeder. —  
FIG. 3. Insertion des Ramus am Schaft. Juvenilfeder. DL dorsale  
Leiste, Rm Ramus, S Schaft, VL ventrale Leiste.

wenige Angaben. SICK (1937) erwähnt diese merkwürdige Tatsache in seiner Arbeit und beschreibt auf Seiten 341—346 die Insertion der Rami bei den Schwingen von *Gyps* und *Campylopterus*. Einige Seiten vorher gibt er zur Erklärung und Verbesserung der Zeichnung von PYCRAFT im Handbuch von STRESEMANN ein Schemabild der Stellung von Radien, Ramus und Schaft zueinander. Beim Ausmessen der Ramusabstände fiel mir bei den Amselfedern ein Unterschied von juvenil und adult in Bezug auf die Insertion der einzelnen Rami auf. Da keine genaueren Zeichnungen darüber bestehen, soll zuerst davon die Rede sein. Sehr eindrücklich sind die Verhältnisse der Brustfeder einer adulten Amsel (Fig. 2).

In einem spitzen Winkel zur stark pigmentierten dorsalen Kante des Schaftes verläuft lateral die ebenfalls pigmentierte

obere Kante des Ramus. In ihrem basalen Teil ist sie samt dem Ramus mit der Seite des Schaftes verwachsen und tritt als sehr deutliche dorsale Leiste auf. Die ventrale Kante des Ramus ist viel dünner und die Leiste, die sie am Schaft bildet, sehr kurz. Beim juvenilen Ramus (Fig. 3) ist die dorsale Leiste nicht so stark ausgeprägt und kürzer. Die ventrale Leiste tritt noch gar nicht in Erscheinung. Sehr klar sind diese Verhältnisse zu sehen, wenn man senkrecht von oben auf die Feder blickt. Die Rami des Dunenteils biegen ein kleines Stück, nachdem der Schaft verlassen ist, in einem grösseren Winkel von der eigentlichen Richtung, die sie durch das basale Stück erhalten, ab und kommen so beinahe rechtwinklig zum Schaft zu stehen. Bei den Rami im Fahnen-teil ist dieser Knick nicht oder nur ganz schwach vorhanden, so dass diese viel steiler zum Schaft stehen.

Vergleicht man nun die für die Brustfedern geltenden Verhältnisse mit denjenigen von SICK beschriebenen einer Schwinge, so fällt der Unterschied sofort auf. Während bei der Schwinge mit der grösseren Belastung der Rami auch ihre Veränderung am Schaft durch Haupt- und Nebenrippen verstärkt wird, sind die Verhältnisse bei der Brustfeder, die ja keinem Druck durch die Luft ausgesetzt ist, viel einfacher. Die Hilfsrippe und die basale, halsartige Einschnürung fehlen. Da die Rami einen grösseren Abstand aufweisen, laufen die einzelnen Rippen nicht parallel nebeneinander wie in Abbildung 84 bei SICK zu sehen ist. Die Rippen sind vielmehr schon mit der dorsalen Kante verschmolzen, wenn die nächste Rippe erscheint. Würde man aber die Feder so zusammenstauchen, dass die Abstände zwischen den einzelnen Rami kleiner würden, so liefen die Rippen ebenfalls nebeneinander parallel.

## 2. Abstand der Rami.

Obwohl die Literatur über die Federmorphologie sehr zahlreich ist, so wurde diese Frage des Ramusabstandes nur selten behandelt. HEMPEL (1931) befasst sich in seiner Arbeit nur mit der Verteilung von Haken- und Bogenradien bei Federn verschiedener Körperregionen. Über die Abstände der einzelnen Rami bei den verschiedenen Federn stellte er keine Untersuchungen an. Bei einigen Zeichnungen seiner Arbeit sind ganz vage und undeutlich gewisse Unterschiede zu erkennen. Die natürliche Länge oder der Ver-

kleinerungsstab der Zeichnungen sind nirgends angegeben, so dass ein Vergleich untereinander nicht möglich ist. SICK (1937, S. 343) erwähnt indirekt die Tatsache des Abstandes bei *Gyps* und *Campylopterus* in den wenigen Sätzen: „Ferner ist zum mindesten bei der Handschwinge ein auffälliges Missverhältnis der Anzahl von Aussen- und Innenfahnenrami vorhanden, das proximal der Längsmittle der Feder am deutlichsten wird. Es kommen dort auf 15 Rami der Innenfahne nur 10 der Aussenfahne. Für *Campylopterus* beträgt das Verhältnis gar 2 : 1.“

Im Gegensatz zu den zitierten Arbeiten ist in dieser Untersuchung die Aufgabe des Vergleichs von verschiedenen Federn, im speziellen Fall derjenige des Jugend- und Adulttyps, gestellt. So erhebt sich gleich die Frage des Zahlenverhältnisses der Rami und deren Abstände voneinander. Es wurden zu diesem Zwecke möglichst gleich grosse Federn aus den verschiedenen Partien ausgesucht und der Abstand der Rami mit Hilfe eines Okularmikrometers ausgemessen. Für die Untersuchung wurden nur gerade Federn ausgewählt, da bei den gebogenen zwischen der konvexen und konkaven Seite eine Ungleichheit der Ramusabstände und damit auch der Radienanzahl festgestellt werden konnte. Dadurch wäre das Resultat in einem gewissen Grade beeinträchtigt worden.

Als Körperregionen, in denen gerade Federn vorhanden sind, wählte ich die Brust- und die Stirn-Scheitelpartie. Mit dieser Auswahl kann auch gleichzeitig zur Frage der Abstände der Rami bei den verschiedenen Bezirken ein Beitrag gegeben werden. Zur Errechnung der Ergebnisse wurde folgendermassen vorgegangen. Bei je 5 bis 8 Federn der oben genannten Partien wurden von basal bis distal alle Ramusabstände gemessen. Um nun die Möglichkeit für eine vergleichende graphische Darstellung zu erhalten, wurden diese in die zwei morphologischen Teile, die durch das Vorhandensein der Dunenradien einerseits und durch dasjenige der Hakenradien andererseits bedingt sind, in Dunenpartie 1—4 und Hakenradienpartie 5—8 eingeteilt. Als Beginn der letzteren wählte ich den Punkt des ersten Auftretens von Hakenradien. Bei dieser Anordnung ist aber darauf aufmerksam zu machen, dass über das Zahlenverhältnis von Rami mit Dunen- zu Rami mit Hakenradien nichts ausgesagt werden kann.

Die Mittelwerte für die einzelnen Zonen der verschiedenen

Fig. 4

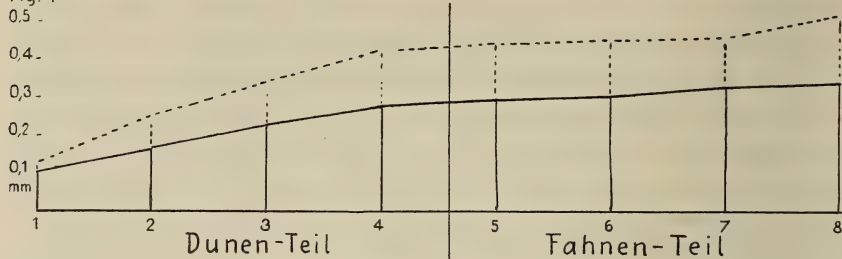


Fig. 5

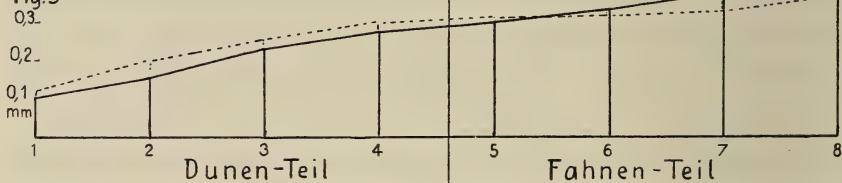


Fig. 6

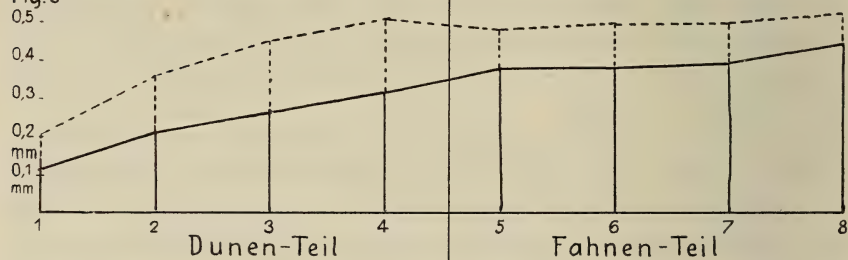
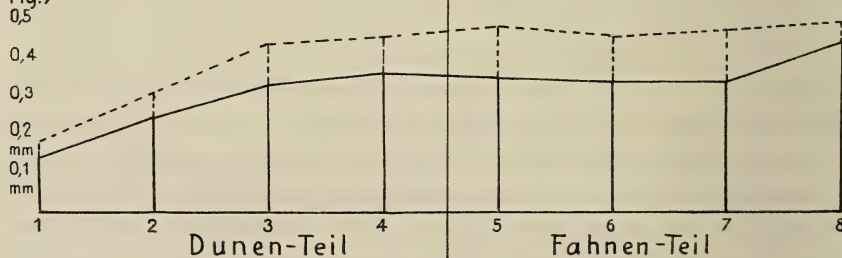


Fig. 7



Ramusabstände: FIG. 4. — Star Brust.  
 FIG. 5. — Star Stirn.  
 FIG. 6. — Amsel Brust.  
 FIG. 7. — Amsel Stirn.  
 ---- juvenil, — adult.



Federn wurden in ein Koordinatensystem eingetragen. Auf der  $x$ -Achse sind in willkürlich genommenem Abstand die Zonen 1—8 aufgetragen, während auf der  $y$ -Achse die Länge des Abstandes der Rami in Millimeter angegeben ist (Fig. 4, 5, 6, 7).

Betrachtet man alle Kurven, so fällt es auf, dass sie in verschiedenen allgemeinen Tatsachen übereinstimmen. Sowohl beim Star als auch bei der Amsel sind die Abstände der juvenilen Rami grösser als bei den adulten, das heisst: Bei gleich grossen Federn besitzt die juvenile Feder immer weniger Rami als die adulte. Als Beispiel hierfür sei auch auf Figuren 23, 24 und 25 hingewiesen. Bei der juvenilen Brustfeder stehen nur 36 Rami den 63 der adulten Feder gegenüber. Bei der Stirnfeder ist das Verhältnis 25 zu 42.

Der zweite Punkt: Es ist von der Federbasis an bis zur Spitze eine Vergrösserung festzustellen. An der Basis befindet sich eine Anzahl Rami, bei juvenilen Federn nur eine geringe, mit sehr kleinem Abstände. Bis zum Ende der Dunenradienzone nimmt der Abstand konstant zu. Mit dem Erreichen der Hakenradienzone ist ein Höhepunkt in der Zunahme erreicht. In den Zonen 5—7 ist nur eine ganz schwache Vergrösserung festzustellen. Das manchmal steile Emporsteigen zum Endpunkt der Kurve ist dadurch bedingt, dass die letzten, distalsten Rami im Gegensatz zu denjenigen der übrigen Zonen nicht kontinuierlich ihren Abstand vergrössern, sondern sprunghaft über den doppelten Wert der übrigen emporschnellen. Durch die Mittelwertsbildung aus den verschiedenen Federn kommt aber der Punkt 8 tiefer zu liegen, als wie er eigentlich für einzelne Federn liegen sollte.

### 3. *Der Winkel Ramus-Schaft.*

Die Untersuchungen des Winkels, unter dem die Rami vom Schaft abgehen, sind nicht leicht und die Fehlergrenze ist für genaue Daten sehr hoch. Die Schwierigkeiten für das Ausmessen der Winkel werden dadurch verursacht, dass die Rami von der Insertionsstelle an nur ein kleines Stück geradlinig verlaufen und dann abbiegen. Besonders bei der adulten Feder, wo viele Hakenradien vorhanden sind, ist die Federfahnenfläche viel kompakter. Juvenil ist das Federgefüge lockerer und die einzelnen Rami sind freier. Trotzdem aber zeigen sie eine gewisse Orientierung zur Spitze. Im Dunenteil ist der eine durch den Ramus gebildete Schenkel des Winkels ganz klein. Während beim Fahnenteil die

Rami gegen die Spitze abbiegen ist es beim Dunenteil gerade umgekehrt. Aus den obengenannten Gründen können die Masse für die Winkel höchstens mit einer Genauigkeit von  $10^\circ$  angegeben werden. Bei der Amsel beträgt der Winkel für die distalsten Rami  $10\text{--}20^\circ$  und ist für juvenil und adult gleich. Dann aber wird er grösser, je weiter die Rami von der Federspitze entfernt sind. Bei juvenil ist die Zunahme geringer als bei adult. So kommt es, dass der Hauptteil der adulten Rami unter einem solchen von  $40\text{--}50^\circ$  abgeht, während er für juvenil nur  $30\text{--}40^\circ$  beträgt. Das gleiche Verhältnis gilt auch beim Dunenteil: adult  $60\text{--}70^\circ$ , juvenil  $50\text{--}60^\circ$ . Vom Star kann dasselbe gesagt werden. Der einzige Unterschied besteht darin, dass allgemein die Winkel der Fahnenfläche um ca.  $5\text{--}8^\circ$  kleiner sind als bei der Amsel. So liegen also die Werte für den Hauptteil der juvenilen Fahne zwischen  $30$  und  $40^\circ$ . Im Dunenteil können die gleichen Zahlen wie bei der Amsel eingesetzt werden.

Für die zwei Arten lassen sich aus diesen Angaben zwei Punkte hervorheben:

1. Der Winkel Ramus-Schaft ist an der Federbasis am grössten;
2. er nimmt gegen die Federspitze zu kontinuierlich ab.

#### 4. Umschlagsfedern.

Wie später im experimentellen Teil zu sehen ist, besteht die Möglichkeit, sowohl bei der Amsel als auch beim Star sogenannte Umschlagsfedern zu erzeugen. Es muss aber an dieser Stelle im morphologischen Teil den Ergebnissen vorgegriffen werden, um diese Umschlagsfedern auch in ihrer Morphologie analysieren zu können, da später nur noch der allgemeine Habitus behandelt wird.

Amsel: Vergleicht man die Werte der Ramusabstände von Juvenil-, Umschlags- und Adultfeder miteinander, so zeigt es sich eindeutig, dass die vor und ausserhalb einer natürlichen Mauser gebildeten Federn immer mit denjenigen der normalen adulten Federn übereinstimmen. Dasselbe gilt auch für die Insertion der Rami und den Winkel, den diese mit dem Schaft bilden. Diese Feststellung ist für die Kenntnis der Entwicklung des Formbildungsvermögens der Federfollikel wichtig. Es sei hier nur vorläufig festgehalten, dass die Umschlagsfedern bei der Amsel in ihrem strukturellen Aufbau den Adultfedern gleichzusetzen sind.

Für die weiteren Folgerungen verweise ich auf den experimentellen Teil.

Star: Wie später zu sehen sein wird, sind die Verhältnisse beim Star in Bezug auf die Umschlagsfedern nicht denjenigen der Amsel genau gleichzusetzen. Während bei der Amsel die Umschlagsfedern den adulten Typus in struktureller Hinsicht verkörpern, ist es beim Star umgekehrt. Die Werte der Umschlagsfedern der Brustpartie sind identisch mit denjenigen der juvenilen Federn. Die Insertion und der Abstand der Rami sowie auch der Winkel sind gleich, wie sie für die Juvenilfeder geschildert wurden.

## II. DIE RADIIEN.

### 1. *Dunenradien.*

Bei einer vergleichenden Beschreibung von Federn ist es am vorteilhaftesten, an der Federbasis zu beginnen, da im Dunenteil die relativ einfachsten Verhältnisse vorhanden sind.

In der Literatur sind viele Arbeiten über die Dunenstruktur und die mit dem Dunenradienkomplex im Zusammenhang stehenden Fragen zu finden. Es seien hier nur die Untersuchungen von SICK (1937), HEMPEL (1931) und PYCRAFT (1898) hervorgehoben. Besonders erwähnen möchte ich die Monographie von CHANDLER (1916), in der die grosse Formenfülle der Dunenradien in vielen Abbildungen gezeigt wird. Es scheint mir nicht unnötig, nochmals kurz auf die verschiedenen Punkte im Komplex der Dunenradien einzugehen, zumal hier ja vergleichend betrachtet werden soll.

Amsel: Schon beim Beobachten der Dunenradienzone unter dem Binokular fallen zwei völlig verschieden gebaute Formen auf. Bei näherem Zusehen ist es möglich, zwischen diese Gruppen noch einzelne Verbindungsglieder einzuschalten, sodass man die einen aus den andern herleiten kann. HEMPEL versuchte diese Reihe herzustellen, doch sah er nicht alle Stufen und kam deshalb zu einer andern Reihenfolge, als sie mir erscheint. Die proximalen Radien der basalsten Rami weisen die einfachste Entwicklungsform auf, indem dort besonders der erste Nodus nach dem Basalstück ballonförmig aufgebläht ist. Er besitzt keinerlei Fortsätze und wird vollständig mit Melanin ausgefüllt. Die Internodien selbst sind dünn und zeigen noch nicht den regelmässigen Verlauf. Bei



den folgenden Nodi desselben Radius wird aber dieses einfache Knöpfchen durch solche mit Zipfel ersetzt (Fig. 8 *a, b*). Diese Zipfel stehen genau senkrecht zur Längsachse des Internodiums. Erst daran anschliessend folgen die eigentlichen Knöpfchenradien. Die vorher senkrecht herausstehenden Zipfel haben sich in der Längsrichtung gegen die Radiusspitze zu umgebogen und sind in

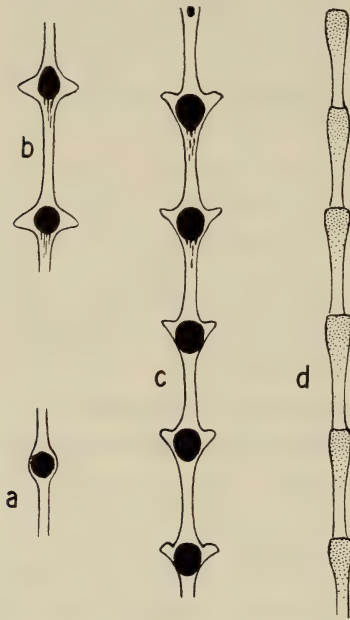


FIG. 8.

*a, b, c, d*, Umgestaltung des Nodus innerhalb der verschiedenen Stufen der Dunenradien. Amsel adult, Brust.

ihrer Ausbildung nicht mehr so plump (Fig. 8 *c*). Gleichzeitig ist auch der Durchmesser der Internodien etwas grösser geworden. Das Pigment ist wie bei den vorherigen Stadien im Nodus zusammengeballt. Manchmal, d. h. je weiter distalwärts das Internodium oder auch der Radius gelegen sind, reicht das Pigment ein kleines Stück in das Internodium hinein. Es ist aber auch dort so dicht angehäuft, dass man die einzelnen Pigmentkörner kaum unterscheiden kann. Die Zipfel sind pigmentfrei und es erscheint mir unklar, weshalb die Zipfelbildung mit der Melanineinlagerung in ursächlichem Zusammenhang gestellt wird. Der Hinweis auf RENSCH mit der Verbreiterung der Radien durch verstärkte Melanineinlagerung bei der Schillerstruktur ist falsch, da ja die Zipfel gar kein Pigment enthalten. Wohl aber hat der Satz

für die blasenartige Aufblähung des Internodienendes Gültigkeit. Bei den distalen Gliedern der einzelnen Knöpfchenradien werden die Zipfel kleiner, die Internodien dünner und länger. Die Radien mit den Zipfeln bestehen nur in einem gewissen Abschnitt. Dann treten an Stelle der Zipfel feine Fortsätze, eigentliche Wimpern, auf. Ein weiterer Schritt zur höheren Stufe ist in der Pigmentierung zu sehen. Das Pigment lockert sich ebenfalls auf und verteilt sich im ganzen Internodium. Im Gegensatz zu Hempel möchte ich diese Art der Radien nicht mit einem eigenen Namen benennen, da



auch sie typische Dunenradien sind. Sie stellen, wie mir scheint, vielmehr deren höchste Entwicklungsstufe dar, entgegen der Ansicht von HEMPEL, der aus diesen bewimperten Radien diejenigen mit den Zipfeln herleiten will. Es ist ferner zu bemerken, dass beim Beginn der Hakenradien nur die bewimperten Radien vorhanden sind. Am Ende der Radien werden die Wimpern kürzer und verschwinden teilweise ganz, so dass das Ende des Radius wie ineinandergesteckte Rohre aussieht (Fig. 8 d).

Star: Im Gegensatz zu der Amsel konnten beim Star die Radien mit den undifferenzierten, aufgetriebenen Knöpfchen nicht beobachtet werden. Die übrigen Verhältnisse sind die gleichen. Es ist überhaupt festzustellen, dass die Dunenradien der Teil des gesamten Federgebildes sind, der die geringsten Artunterschiede aufweist. Wie ich im Verlaufe der Untersuchung feststellen konnte, bezieht sich der Unterschied zwischen den Vogelarten nur auf die Form der Nodi. Deutlich ist dies auch in den Zeichnungen der Monographie von CHANDLER zu sehen.

Ausgeprägte Unterschiede in der Form zwischen juvenil und adult sind bei Amsel und Star keine festzustellen. Es ist höchstens bei beiden möglich, dass die adulten Internodien kürzer sind. Diese Tatsache darf nur als Vermutung ausgesprochen werden, da die Länge der basalen und distalen Internodien eines Radius variabel und ein exakter Vergleich der Internodienlänge deshalb unmöglich ist. Ein Unterschied zwischen „Proximal“- und „Distalradien“ konnte nicht festgestellt werden.

Im Gegensatz zur Struktur der Dunenradien ist in der Verteilung der einzelnen Radien am Ramus zwischen juvenil und adult bei Star und Amsel ein Unterschied, besonders bei den „Proximal“- und „Distalradien“ in der proximalen Ramuszone festzustellen. Die Anzahl der Radien pro Einheit ist bei juvenilen Federn kleiner als bei adulten. Dadurch erscheint ein juveniler Ramus viel lockerer gebaut.

Während HEMPEL die Dunenradien mit Arthropodenbeinen vergleicht, und den Zusammenhalt des ganzen Gefüges als Wärmeschutz durch die in den Knoten frei beweglichen Dunenradien erklärt, weist SICK auf eine ganz andere Tatsache hin, nämlich die Torsion der Radien. Ich konnte nirgends eine kugelgelenkartige Wirkung der Nodi feststellen. Die sehr langen Dunenradien stellen im Gegenteil, besonders bei adulten Federn, ein stabiles Gebilde

dar. Sie sind trotz ihrer Länge gerade gestreckt und das vereinzelte Auftreten von gebogenen Radien ist auf deren Beschädigung oder auf Druck zurückzuführen. Die Knickstelle selbst musste nicht immer im Nodus liegen, sondern war oft auch im Internodium zu finden. Wegen der Länge der Radien ist im Allgemeinen eine scharfe Drehung gar nicht nötig, da der gesamte Radius elastisch in seiner ganzen Länge langsam umgebogen werden kann.

Wie oben kurz erwähnt, entsteht das scheinbar unregelmässige Absteigen der Radien vom Ramus nicht durch ein Abwinkeln in den Nodi, sondern durch eine Torsion, speziell einer alternierenden, der proximalen Partie des Radius. SICK beschreibt die Verhältnisse an einem Bauchfederramus der Amsel. Dieser Torsion wurde vorher von keinem der vielen Untersucher grosse Beachtung geschenkt. Betrachtet man die ganze Dunenradienzone einer Feder im intakten Zustande, so fällt ein leeres grauweisses Gebiet auf, welches sich über die ganze Zone längs des Schaftes hinzieht. Im Vergleich zu der Gesamtlänge der einzelnen Rami ist diese Strecke klein, aber sehr deutlich. In diesem proximalsten Abschnitt stehen die Basallamellen der Radien so dicht wie möglich, ohne jeden Zwischenraum nebeneinander. Die Pennula gehen direkt nach federventral ab (Fig. 9, I).

Die Basallamelle ist in diesem Abschnitt in der kompliziertesten Ausbildung zu finden. Sowohl auf der Dorsal wie auch auf der Ventralkante sind zahlreiche Fortsätze, sog. Villi oder Zotten zu sehen (Fig. 10). Es ist interessant, dass gerade nur in diesem Abschnitt eine solche Kompliziertheit auftritt. Die Anhänge verschwinden distalwärts am Ramus ziemlich schnell und bald ist nur noch ein einzelnes Köpfchen, eine sog. Zotte mit einer Versteifung an der Radienkante vorhanden. Zwischen adult und juvenil ist kein Unterschied in der Ausbildung festzustellen. Über die Funktion und Bedeutung der Anhänge bestehen nur Vermutungen.

Meiner Ansicht nach scheint es, dass sie, besonders an der Basis des Ramus, zur Festigung des Zusammenhaltes der einzelnen basalen Teile der Radien dienen. Wenngleich auch juvenil und adult die Verhältnisse dieselben sind, so kann bei den juvenilen Federn, der geringen Radienzahl wegen, dies nicht so deutlich gesehen werden. Ferner ist juvenil die Zone mit den nach unten gehenden Radien nicht so breit. Die mit der alternierenden Torsion

der Radien im Zusammenhang stehenden, verschiedenen Aus-  
schläge sind in den Querschnitts-Schemata der Figur 9 *a, b* dar-  
gestellt. Während man adult 5 Stellungen der Pennula feststellen  
kann, sind es bei der juvenilen Feder nur deren 4.

Zu den Zeichnungen von Sick über die Radientorsion ist

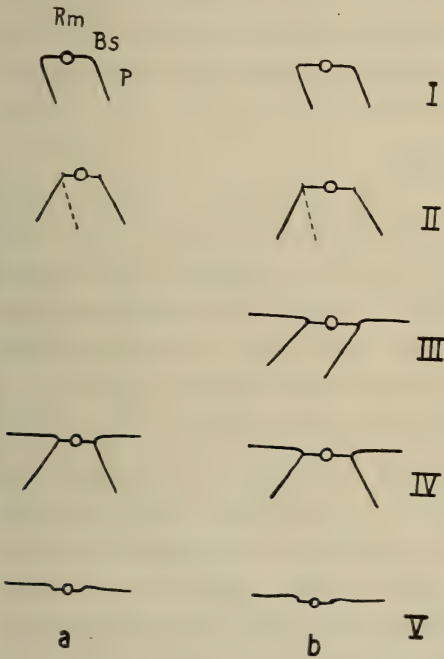


FIG. 9.

Querschnitts-Schemata von Dunenrami-  
zur Veranschaulichung der verschie-  
denen Pennulumstellungen. *a* juvenil,  
*b* adult. Bs Basallamelle, P Pennulum,  
Rm Ramus.

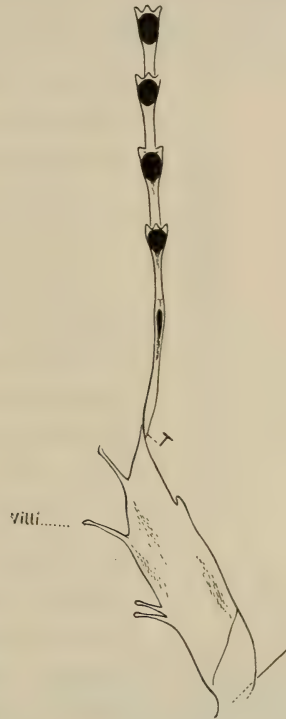


FIG. 10.

Dunenradius mit breiter  
Basallamelle und da-  
ran sitzenden Villi oder  
Zotten. T Torsions-  
stelle.

ergänzend beizufügen, dass bei den alterniert gedrehten Radien  
die einen am Ende der Basallamelle gedreht sind, während bei den  
andern schon in der Mitte derselben die Torsion auftreten kann.

Vergleichsweise wurden auch die Dunenradienverhältnisse der  
Stirn- und Rückenfedern angesehen und dabei aber kein Unter-  
schied gegenüber der Brustfeder festgestellt.



Betrachtet man zusammenfassend die Ergebnisse der Untersuchung über die Dunenradien, so soll nochmals festgehalten werden, dass nur im Gesamtaufbau und in der Struktur des Dunenteils, nicht aber im Bau der einzelnen Dunenradien ein Unterschied zwischen juvenil und adult festzustellen ist. Die Anzahl der einzelnen Radien pro Einheit ist bei den juvenilen Federn kleiner als bei den adulten, d. h. die Abstände zwischen den einzelnen Radien sind grösser. Die Radien mit den bestausgebildetsten Basallamellen der Zone I sind juvenil weniger zahlreich und dadurch tritt keine so stark ausgeprägte helle Längszone am juvenilen Schaft auf.



FIG. 11.  
Amsel adult.  
Spießsradium.

## 2. Die Spiessradien.

Bei allen Rami, mögen sie aus der Dunen- oder aus der Hakenradienzone stammen, sind die endständigen Radien gleich ausgebildet. Im Vergleich mit den Dunenradien sind sie viel einfacher gebaut und stellen bei der Amsel eine Art von Radien dar, die keinerlei Funktionen auszuüben scheinen (Fig. 11). Ihres Aussehens wegen werden diese Radien als Spiessradien bezeichnet. Sie stellen in Hinsicht auf ihre Struktur eine 2. Formstufe dar, die an die eigentlichen Dunen angeschlossen werden kann. Gegenüber den Dunenradien ist auch noch eine Veränderung in den Basallamellen festzustellen. Während diese bei den Dunenradien sehr lang sind und flach in der Federebene liegen, ist bei den Spiessradien nur basal ein kleines Stück zu sehen. Der übrige Teil ist umgeklappt und deshalb nicht mehr sichtbar. Anfänglich sind an den Gliedergrenzen noch einzelne Wimpern vorhanden, die aber bei den distalsten Spiessradien wegfallen können. Die juvenile und adulte Ausbildung unterscheidet sich weder in der Form noch in der Grösse voneinander.

Im Gegensatz zu der einfachen, gleichen Ausbildung der Spiessradien der Amsel im juvenilen und adulten Federkleid stehen die viel komplizierteren Verhältnisse beim Star. Die Möglichkeit von gleicher Ausbildung der Spiessradien ist nur im Dunenteil gegeben. Es tritt dort, sowohl juvenil wie adult, die oben beschriebene Ausbildungsform des normalen Spiessradius auf. Daneben aber



kommen auch schon Abweichungen vor. Im eigentlichen Konturfederteil sind die Verhältnisse andere, und man kann nicht mehr überall von richtigen Spiessradien reden, wenn man damit die einfache, glatte Form meint. In gewissen Abschnitten ist sogar noch ein Unterschied zwischen Proximal- und Distalspiessradien festzustellen, während in anderen wieder beide gleich ausgebildet sind. Es ist deshalb nötig, den Begriff des Spiessradius zu erweitern und ganz allgemein zu sagen: Jeder Radius, der an seinem Ramus distal der definierten Dunen-, Haken- oder Bogenradien steht und mit diesen nicht mehr die spezifischen Merkmale gemeinsam hat, ist als Spiessradius anzusehen. Dabei ist immer anzunehmen, dass er primär einfach und undifferenziert war. Sekundär kann er dann, je nach Lage innerhalb einer Feder, Pigmentierung usw., in verschiedene Formen modifiziert werden.

Bei der juvenilen graubraunen Feder kommt in einem Abschnitt des Dunen- und Hakenradianteils die primäre Stufe vor. Diese Fläche ist jedoch nur sehr schmal und erstreckt sich auf das äusserste Ende der Rami. Alle übrigen Spiessradien zeigen einen andern Bau. Dazu kommt noch die interessante Tatsache, dass alle Spiessradien, welche die Fortsetzung der Bogenradien bilden, nirgends den Normaltypus zeigen. Sie sind nicht mehr schmal und glatt, sondern breiter und tragen an jedem Glied spitze Fortsätze oder Wimpern (Fig. 12). Neben diesen graubraunen Federn kommen in der Brustpartie des juvenilen Federkleides auch grauweisse vor. Bei der Untersuchung der Spiessradienverhältnisse konnte ich eine weitere Ausbildungsform feststellen. Figur 13 zeigt einen Spiessradius aus dieser Zone. Er ist breit und trägt beiderseits verschiedene Fortsätze.

Nach all dem Gesagten kann man also an der juvenilen Feder

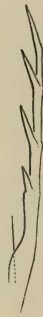


FIG. 12.  
Star.  
Spiessradius.



FIG. 13.  
Star. Spiessradius einer  
grauweissen juvenilen  
Brustfeder.

drei verschiedene Ausbildungsformen der Spiessradien erkennen.

Wie sind nun die Verhältnisse bei der adulten Feder ?

Die normale Form tritt in gewissen Partien des Dunenteils auf. Im Fahmenteil dagegen zeigen nur die Spiessradien an den basalen Rami, welche die Fortsetzung der Distalradien bilden, die gleiche Ausbildung, während sonst überall die sekundäre Form auftritt. Der Radius selbst ist breiter als juvenil und die Anhänge grösser und fester. Auch hier ist eine Weiterentwicklung zu sehen.

Bei den Distalspiessradien ist in der schwarzen Federzone eine dreifache Ausbildung möglich:

1. die obengenannte einfache,
2. die den proximalen gleiche,
3. die zu Schillerradien umgewandelte Form.

Wie Figur 14 zeigt, erfolgt bei einem Schillerradius nach einem kurzen Basalstück eine Drehung und daran anschliessend ist der ganze Radius bandförmig verbreitert. Er weist also die gleiche Struktur und Pigmentierung auf wie die noch zu besprechenden schillernden Hakenradien; es fehlen ihm nur die Haken und Wimpern. In diesem Abschnitt tritt besonders der Unterschied der Proximal- und Distalseite in Erscheinung.

Die Spiessradien der weissen Federspitze sind ganz anders gestaltet. Sie stellen, wie aus Figur 15 deutlich zu ersehen ist, die höchste Formstufe dar. Der ganze Radius ist in seiner Ausbildung sehr weit von dem Normaltypus entfernt. Er ist verbreitert und gegliedert. Die Wimpern sind lang, und im Gegensatz zu juvenil, nur einseitig ausgebildet. In der Ausbildung der Proximal- und Distalseite ist hier kein Unterschied festzustellen.

Fasst man abschliessend die Ergebnisse zusammen und vergleicht die Formen der juvenilen und adulten Feder miteinander, so kommt man zu folgendem Resultat:

1. Die Spiessradien kommen sowohl juvenil wie adult in verschiedenen Formen vor.

2. Die bei juvenil häufigste Form nennen wir normal, weil sie die einfachste Ausbildung zeigt und sich direkt von den Dunenradien herleiten lässt. Bei adulten Federn ist sie nur auf ein Stück im Dunenteil und auf die endständigen Radien der basalen Rami des Fahmentails beschränkt.

3. Die Proximalspiessradien zeigen alle eine sekundäre Form. Sie sind nicht glatt, sondern mit Wimpern versehen. Juvenil ist der Radius schmal und die Fortsätze sind kurz, während adult beides besser und länger ausgebildet ist.

4. Eine typische adulte Form ist der verbreiterte und gedrehte Schillerspiessradius.

5. Die höchste Entwicklungsstufe zeigen die weissen Spiessradien. Juvenil sind sie bei den grauweissen Brustfedern, adult in den weissen Federspitzen vorhanden. Während juvenil eine schwache Verbreiterung eintritt, ist sie adult sehr deutlich. Die spitzen Fortsätze der höher entwickelten Form sind grösser und nur einseitig ausgebildet, im Gegensatz zur primitiven juvenilen Entwicklungsstufe, wo sie kleiner und beidseitig vorhanden sind. Es ist zu bemerken, dass schon juvenil die eine der beiden Seiten gegenüber der andern verschieden ausgebildet ist.

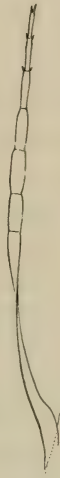


FIG. 14.

Star, Brust adult.  
Spiessradius mit  
Schillerstruktur.



FIG. 15.

Star, Brust adult.  
Spiessradius aus  
der Federspitze mit  
Weiss-struktur.

### 3. Die Haken- und Bogenradien.

Während bei den bisher beschriebenen Radienformen im primären Zustande keine oder nur schwache Differenzierungen auftraten, ist bei den noch zuletzt verbleibenden, insbesondere bei den Hakenradien, weniger bei den Bogenradien, eine Art von Radien näher anzusehen, welche teilweise sehr kompliziert gebaut sein kann. Wenngleich auch der Unterschied zwischen den Dunen- und Hakenradien sehr gross ist, so lässt sich doch über eine Anzahl von Zwischenstufen eine gewisse ansteigende Reihe von den ersteren zu den letzteren feststellen. Bei den eigentlichen Dunenradien ist die



Basallamelle sehr lang und flach, während diejenige der Spiessradien nur sehr kurz und der übrige Teil umgeschlagen ist. Mit dem Auftreten des ersten Hamulus an einem Radius ändert sich dagegen sofort die Form der Basallamelle. Die bisherige relativ undeutliche Trennung derselben in Dorsal- und Ventralseite wird



FIG. 16.

Amsel, Brust.  
Juveniler Hakenradius. Hm  
Hamulus, V Z  
Ventraler Zahn,  
Wi Wimpern.

durch eine klare und verschiedene Ausbildung der beiden Seiten ersetzt, dabei wird die dorsale Kante besonders verstärkt. In diesem basalen Abschnitt gleicht der Distalradius also einem Spiessradius. Der distale Teil hingegen trägt in diesen proximalen Radien noch die gleichen Penula, wie sie für die Dunenradien kennzeichnend sind. Erst nachträglich, bei weiter distal stehenden Radien, wird das Pennulum ebenfalls umgewandelt und es treten Wimpern auf. Die Entwicklung der Haken- und Bogenradien aus den Dunenradien gilt für Amsel wie für Star.

Die meisten Arbeiten behandeln die Radien des Dunen- und des Fahnenteils gesondert nebeneinander und stellen keinerlei Zusammenhänge fest. Einzig HEMPEL weist mit einer Zeichnung auf eine mögliche Ableitung bei einer Rückenfeder von *Xantholaema* hin. Diese Angaben stimmen mit den meinigen nur darin überein, dass die hochspezialisierten Radienformen sich aus den relativ undifferenzierten herleiten lassen. Bei der genannten Rückenfeder tritt zuerst eine Veränderung des Pennulums ein, indem die feinen Wimpern der einen Seite modifiziert werden, und weiter auswachsend die Hamuli bilden. Die distal von ihnen liegenden Wimpern stellen nach HEMPEL

in der Entwicklung gehemmte Haken dar. Erst nachträglich erfährt auch die Basallamelle eine Umwandlung und bildet die eigentliche Ventrallamelle mit dem ventralen Zahn. Wie schon gesagt, gilt die Entwicklung der Haken und Bogenradien aus einfacheren Formen für Amsel und Star.

Für die Beschreibung der eigentlichen Haken- und Bogenradienverhältnisse ist es vorteilhafter die zwei Arten getrennt zu behandeln.



A. Amsel: Die juvenilen Haken- und Bogenradien sind gekennzeichnet durch eine lange Ventrallamelle und ein kurzes Pennulum (Fig. 16). Die Ausbildung des ventralen Zahns lässt durch ihren leichten Bau auf keine Belastung im Zusammenhang mit dem Verhakungsmechanismus schliessen. Die grösste Flächenausdehnung dieser Zähne ist bei den proximalen Distalradien, d. h. von der Insertionsstelle des Ramus an bis zur Mitte desselben festzustellen, während daran anschliessend eine langsame Abnahme bis zu den äussersten Hakenradien zu sehen ist. Das Pennulum bildet in gerader Linie den Fortsatz des Basalstücks und ist kurz. An ihm stehen basal zwei Häkchen und distal mehrere Wimpern. Die Hamuli selbst sind lang und schwach gebaut, so dass sie durch das Auflegen eines Deckglases leicht abgeknickt und aus ihrer ursprünglich zueinander parallelen Lage gegeneinander verschoben werden können. Die Wimpern sind kurz und nur in geringer Zahl vorhanden. Eine besonders verstärkte Ausbildung einzelner von ihnen ist nicht zu bemerken.

Auch bei den Bogenradien der juvenilen Feder ist ein grosses Basalstück vorhanden und nur ein kurzes Pennulum. Die drei Arretierungszähnnchen der Dorsalkante sind hingegen gut ausgebildet und ebenso die ventralen Lappen.

Bei der adulten Feder ist im Vergleich mit der juvenilen eine Weiterentwicklung im Sinne einer Vervollkommnung, besonders der Hakenradien, festzustellen. Das Basalstück ist kürzer und gedrungenener. Die Ventrallamelle mit dem ventralen Zahn ist ebenfalls massiger gebaut. Das Pennulum, welches juvenil kurz und nur mit kleinen Wimpern auftrat, ist lang und mit gut ausgebildeten Wimpern versehen. Beim Vergleich zwischen zwei entsprechenden Radien fällt auf, dass bei der weiterentwickelten adulten Form das Pennulum abgewinkelt und zugleich ein wenig gedreht vom Basalstück abgeht.

Juvenil ist dies viel weniger ausgeprägt. In Figur 17 sind die Verhältnisse sehr deutlich zu sehen. Durch diese Drehung erscheinen die ersten Wimpern nach den Haken im Bilde verkürzt. Bei distaler gelegenen Rami ist das Pennulum der Hakenradien nicht mehr so stark abgewinkelt, dafür ist die grosse Breite desselben zu sehen. Aus Figur 18 ist die stärkere Ausbildung der Wimpern, besonders der ersten nach den Häkchen, klar ersichtlich. Während juvenil die Wimpern nahe aufeinander folgen, ist adult

der Abstand viel grösser. Auch die Hamuli erfahren eine Verstärkung, indem sie länger und steifer werden.

Bei den adulten Bogenradien ist das Basalstück ebenfalls verkürzt, entsprechend der Hakenradien. Als grosser Unterschied gegenüber der juvenilen Ausbildung kommt ein dünnes Pennulum vor, das mindestens die Länge des Basalstücks hat. Die Zähnchen und Lappen hingegen erfahren nur insofern eine Veränderung, als sie etwas massiger sind. Die Unterschiede der letztgenannten Teile aber sind sehr gering und können in der Variationsbreite der Entwicklung liegen, so dass man diese Verschiedenheit nur als relativ ansehen darf.

Fasst man die Unterschiede bei der Amsel zwischen juvenil und adult vergleichend zusammen, so stellt man fest:

1. Die Entstehung der Haken- und Bogenradien ist sowohl juvenil wie adult gleich.

2. Die Hakenradien der juvenilen Feder besitzen ein grosses Basalstück mit einem kleinen Pennulum, diejenigen der adulten ein kurzes Basalstück mit einem langen Pennulum.

3. Das Pennulum bildet bei der juvenilen Feder die gerade Fortsetzung des Basalstücks; bei der adulten ist

im Gegensatz dazu eine deutliche Abwinkelung vorhanden.

4. Die Fortsätze, das heisst die Haken sind adult etwas länger und stärker als juvenil. Die Wimpern stehen entsprechend dem kürzeren juvenilen Pennulum näher beieinander. Sie sind klein und keine ist verstärkt ausgebildet. Adult ist der Abstand grösser, die Wimpern sind zahlreicher und die erste nach den Haken ist stärker ausgebildet.

5. Bei den Bogenradien ist den Hakenradien entsprechend juvenil das Basalstück gross und das Pennulum klein, adult gerade



FIG. 17-18.

Fig. 17. Amsel. Adulter Hakenradius. — Fig. 18. Amsel. Adulter Hakenradius.

umgekehrt. Für die übrigen Gebilde eines Proximalradius ist ein Unterschied nicht mit Sicherheit anzugeben.

B. Star: Beim zweiten Untersuchungsobjekt, dem Star, ist der Unterschied der Hakenradien beider Generationen viel stärker ausgeprägt. Während bei der Amsel wohl eine Weiterentwicklung der einfachen juvenilen Radienform zur adulten im Sinne einer Vervollkommnung eintritt, konstatiert man beim Star ausserdem eine direkte Strukturänderung: die Bildung der Schillerstruktur.

Wie schon früher erwähnt, lässt sich auch bei der Feder vom Star der Hakenradius aus den Dunenradien herleiten, und zwar über die gleichen Zwischenstufen wie bei der Amsel. In Figur 19 ist ein normal entwickelter Hakenradius einer juvenilen Brustfeder dargestellt. Man kann an ihm ein ziemlich grosses Basalstück mit einem grossen ventralen Zahn und daran anschliessend ein kürzeres Pennulum feststellen. Die drei Hamuli (mehr konnte ich bei keiner Feder finden) zeigen den normalen Bau. Nur die zwei ersten Wimpern sind etwas stärker und länger ausgebildet, doch ist der Unterschied, wie später noch gezeigt wird, im Gegensatz zu adult, nicht so ausgeprägt. Auch hier lässt sich die Ansicht, wonach diese zwei Wimpern nicht weiterentwickelte Hamuli sind, kaum beweisen. Die Zone mit der maximalen Hamuluszahl ist nur sehr klein. Ganz allgemein lässt sich sagen, dass die juvenile Feder des Stars im Vergleich zu derjenigen der Amsel etwas höher strukturiert und besser ausgebildet ist.



FIG. 19.  
Star. Juveniler  
Hakenradius mit  
drei Hamuli.

Bei der Adultfeder ist keine Gleichförmigkeit in der Ausbildung der Hakenradien mehr zu beobachten. Diese Tatsache ist auch begreiflich, denn es lassen sich drei ganz verschiedene Zonen in ihrem Fahmenteil unterscheiden: die schwarze basale, die distale weisse Spitzenzone und das dazwischenliegende mittlere Gebiet mit der Schillerstruktur. Diesen drei Zonen können drei Hakenradienformen zugeteilt werden, die der Färbung und Struktur entsprechend verschieden modifiziert sind. Die Ausgangsstufe ist



bei den Hakenradien der proximalen Zone zu finden. Sie sind den juvenilen ähnlich und stellen eine Weiterentwicklung derselben dar. Wie Figur 20 zeigt, ist das Basalstück verkürzt und endet einerseits in einem kleineren, aber massigeren und stabileren ventralen Zahn. Andererseits schliesst sich daran ein gut ausgebildetes, differenziertes und langes Pennulum an, dessen Anfangsstück verbreitert ist und die Hamuli und die grossen Wimpern trägt.

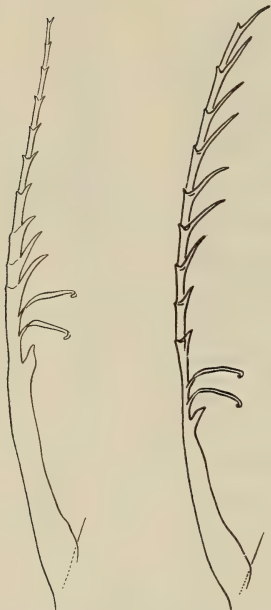


FIG. 20.  
Star. Adulter  
Hakenradius.

FIG. 21.  
Star. Adulter  
weisser Ha-  
kenradius.

Im distalen Abschnitt wird es schmaler und besitzt keine Wimpern. Zu den Hamuli ist zu bemerken, dass sie länger und stabiler sind und ebenfalls bis zur Dreizahl vorkommen können. Die verschiedene Ausbildung der proximalen und distalen Wimpern, welche juvenil nur angedeutet vorhanden ist, lässt sich also bei der Adultfeder klar erkennen. Dabei ist auch das Pennulum besser ausgebildet und es ist wohl anzunehmen, dass die beiden Wimpern im Zusammenhalt des Federgefüges eine gewisse Rolle spielen.

Die zwei übrigen Formen der Hakenradien, die Schiller- sowie die weissen Radien, besitzen in der juvenilen Feder nichts Entsprechendes. Sie sind vielmehr eine typische Weiterentwicklung und Spezialisierung der einfachen adulten Hakenradien.

Die weissen Distalradien an der Federspitze (Fig. 21) zeigen die maximale Ausbildung. Das Basalstück ist kurz, das dazugehörige Pennulum

lang und verbreitert. Wie schon bei den Spiessradien beschrieben, sind auch hier die einzelnen Wimpern vergrössert und zwar nicht etwa von den Hamuli an abnehmend, sondern es können im Gegenteil die distalsten Wimpern am längsten sein. Die Teilung in lange und kurze Wimpern ist also nicht mehr vorhanden und es lässt sich auch kein Unterschied im Bau der einzelnen Fortsätze feststellen.



Eine ganz eigenartige Strukturveränderung zeigt sich bei den Schillerradien. Während bei den weissen Radien eine Verlängerung der Wimpern auftritt, ist bei den Schillerradien eine Reduktion festzustellen. Diese Schillerstruktur wurde von RENSCH (1925) unter phylogenetischen, von ELSÄSSER (1925) unter physikalischen Gesichtspunkten untersucht. Es handelt sich um die Wirkung eines dünnen, farblosen und kompakten Blättchens über einer stark pigmentierten Unterlage. Die Radien selbst erfahren im Zusammenhang mit der verstärkten Pigmentierung eine Verbreiterung und zugleich eine Drehung solcher Art, dass ihre Breitseite dem Beschauer zugewendet wird. In der Lage des Drehpunktes lassen sich drei Arten unterscheiden:

1. Drehung des ganzen Radius: die Totalmodifikation.
2. Drehung des Basalstücks bis zu den Haken: die Basalmodifikation.
3. Drehung des distal der Hamuli gelegenen Stücks: die Distalmodifikation.

Die erste Art ist beim Pfau, die zweite bei den Kolibri und die dritte beim Star vorhanden. Während am häufigsten nur die Hakenradien eine Veränderung erfahren, die sogenannte einseitige Modifikation, werden beim Pfau auch die Bogenradien verbreitert, die sogenannte beidseitige Modifikation. In unserem Falle, beim Star, tritt die Schillerstruktur nur als einseitige Distalmodifikation auf. Bei dem in Figur 22 abgebildeten Radius ist das relativ kurze Basalstück, der Hamulus und die grosse Wimper auffallend. Bei den mehr basal gelegenen Radien können die zuletzt genannten Teile in doppelter Zahl vorkommen. Besonders ist die starke Ausbildung der Wimper zu erwähnen. Dies steht im Gegensatz zu den Angaben von ELSÄSSER, der diesen Teil als reduziert angibt und zur Feststellung der Modifikationsart auf die benachbarten Übergangsformen am Rande schillernder Federpartien hinweist. RENSCH lässt sogar in seiner Abbildung über die Verhältnisse bei *Lamprocolius*, die denjenigen des Stars gleich sein sollen, die Wimpern und Haken weg. Distal geht das bandförmig verbreiterte Stück



FIG. 22.  
Star. Schillerradius.

des Radius wieder in ein normal gebautes Pennulum über. Es ist aber bei den meisten Radien abgebrochen und nur bei wenigen vollständig erhalten.

Die graubraunen juvenilen und die schwarzen adulten Bogenradien sind gleich ausgebildet, während die weissen Proximalradien in der Federspitze von der Normalform abweichen. Die letzteren tragen die langen, spitzen Fortsätze wie sie schon bei den Spiess- und Hakenradien derselben Zone beschrieben wurden.

Zusammenfassend gilt beim Star:

1. Der juvenile und adulte primäre Hakenradius lassen sich von den Dunenradien herleiten.

2. Während in der juvenilen Feder die Distalradien nur in einer Form auftreten, kann adult der primäre Hakenradius sekundär in seiner Ausbildung entweder gesteigert oder reduziert werden.

Die verschiedene Entwicklung steht im Zusammenhang mit der Stellung, die der betreffende Radius zum Federganzen einnimmt. Der primäre adulte Radius ist eine Weiterentwicklung des juvenilen, indem das Basalstück kürzer und das Pennulum länger wird. Die Haken sind stärker ausgebildet und bei den Wimpern tritt eine deutliche Trennung in grosse basale und kleine endständige ein. Die bestentwickelten Hakenradien kommen in der weissen Federspitze vor. Der ganze Radius ist verbreitert und die Hamuli sind lang. Alle Wimpern sind ebenfalls stark verlängert und zeigen keine unterschiedliche Ausbildung. Das Gegenteil, die Reduktion, tritt bei den Schillerradien auf. Das Basalstück mit dem ventralen Zahn ist normal ausgebildet. Das Pennulum hingegen ist distal der Hamuli und der grossen Wimpern um 90° gedreht, bandförmig verbreitert, stark pigmentiert und besitzt keine Fortsätze. Die Pennulumspitze ist nicht umgewandelt und trägt kurze Wimpern.

3. Nur die weissen Bogenradien in der Spitze der Adultfeder zeigen einen sekundären Bau, indem dort lange, spitze Fortsätze auftreten. Die Proximalradien des schwarzen Fahnenteils und diejenigen der Juvenilfeder sind gleich ausgebildet.

### III. DIE VERTEILUNG DER HAKEN- UND BOGENRADIIEN IN ABHÄNGIGKEIT VON VERSCHIEDENEN KÖRPERREGIONEN

Nachdem in den vorausgegangenen Kapiteln die Feder in ihre Bausteine zerlegt und diese einzeln und vergleichend untersucht wurden, soll jetzt die Gesamtfeder der Amsel mit der Verteilung ihrer einzelnen Elemente, der Dunen-, Haken- und Spiessradien betrachtet werden. Damit ist auch ein Vergleich zwischen juveniler und adulter Feder als Ganzem verbunden.

In der Arbeit von SICK wurde die zonale Verteilung der Hakenradien an den Schwungfedern klar dargestellt. Über die Konturfedern verschiedener Regionen ist mir nur die Arbeit von Hempel bekannt. Es ist deshalb von Interesse, einmal die normalen Federn bei Vertretern anderer Ordnungen in dieser Hinsicht anzusehen, um zu erfahren, ob sich irgendwelche Unterschiede zeigen.

Vorausgehend dieser vergleichenden Betrachtung sei nochmals bemerkt, dass, wie wir schon gesehen haben, bei ähnlicher Federlänge die Juvenilfedern gegenüber Adultfedern immer weniger Rami aufweisen. Es muss deshalb auf zwei Fragen geachtet werden: 1. Wie verhält sich rein flächenmässig die Verteilung der einzelnen Elemente? 2. Wie ist die Verteilung bei entsprechenden Rami?

Bei der Amsel zeigte sich an den Schwungfedern zwischen juvenil und adult kein Unterschied.

Bei den Brustfedern, die ja ausser Wärmeschutz und der Zeichnung keine andere Funktion auszuüben haben, sind ganz andere Verhältnisse vorhanden (Fig. 23). Beim Vergleich fällt der grosse Unterschied der beiden Flächen auf und im ersten Augenblick scheint die adulte nur die vergrösserte juvenile zu sein. Beim näheren Zusehen aber zeigen sich doch gewisse Unterschiede. Der distalste Ramus der juvenilen Feder ist im Gegensatz zur adulten hakenradienfrei. Gleich von der Spitze an verläuft bei der Adultfeder die äussere Begrenzungslinie der Hakenradienzone nahe den Enden der Rami und lässt nur eine kleine Zone für die Spiessradien übrig. Allmählich aber vergrössert sich der Abstand vom Aussenrande der Feder und damit wird der Raum für die Spiessradien





Fig. 23.

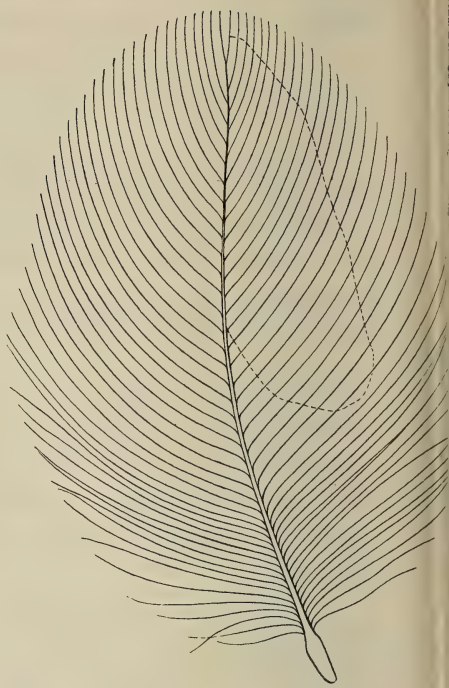


Fig. 24.

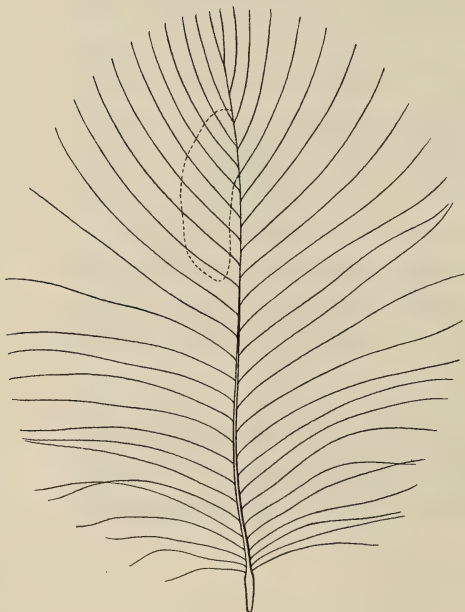


Fig. 25.

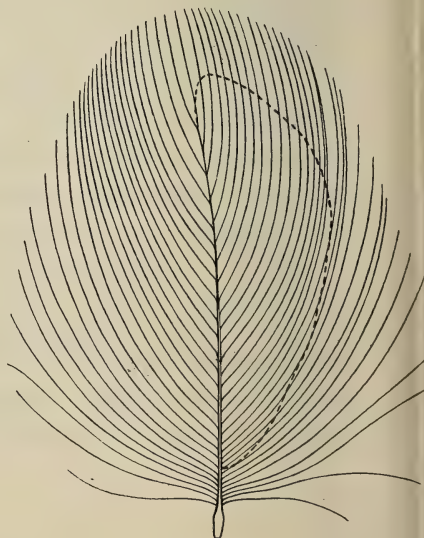


Fig. 26.



grösser. Im distalen Fahnenteil reicht die Hakenradienzone bis an den Schaft. Vom Momente an, wo die äussere Grenze der Fläche nicht mehr parallel zum Fahnenrand verläuft, biegt auch die innere vom Schaft ab. Der Abstand der beiden Linien vergrössert sich konstant von Federrand und Schaft, bis sie schliesslich in der Mitte eines Ramus zusammentreffen. Da die von den Linien umgebene Fläche die Zone der Hakenradien darstellt, kann man umgekehrt sagen: der erste Hakenradius tritt nicht an der Basis, sondern in der Mitte eines Ramus auf. Bei den weiter distal folgenden Rami nimmt die Zahl der Distalradien symmetrisch zur Mitte der einzelnen Rami zu. Wenn das Maximum an ausgebildeten Hakenradien erreicht ist, verläuft die Symmetrieebene nicht mehr in der Mitte der Rami, sondern sie wird ein wenig in deren proximalen Abschnitt, gegen den Schaft zu, verschoben. Bei den juvenilen Federn ist die Fläche der Spiessradien viel grösser und nur bei wenigen Rami reicht die Hakenradienzone bis an den Schaft. Wohl entstehen die ersten Distalradien in der Ramusmitte, doch verschiebt sich alsbald die Symmetrieebene der Distalradienfläche in den proximalen Abschnitt der Rami. Beim Vergleich der in ihren Nummern entsprechenden juvenilen und adulten Rami ist die verschiedene Verteilung der Hakenradien sehr deutlich zu sehen.

Bei der adulten Stirnfeder (Fig. 24) ist die Hakenradienfläche länglich gestreckt und im Gegensatz zur Brustfeder nicht so breit. Die Distalradien entstehen nicht wie bei der Brustfeder in der Mitte der Rami, sondern in deren proximalem Teil. Dadurch ist die ganze Fläche näher an den Schaft gerückt. Der Durchmesser der Hakenradienzone in der juvenilen Stirnfeder ist klein und nur wenige Rami tragen von ihrer Insertionsstelle an Distalradien (Fig. 25). Bei den übrigen aber bleibt die proximale dunige Zone immer kurz und dadurch kommt der basale Teil der Fläche noch näher an den Schaft zu liegen. Der erste Ramus ist, wie bei der juvenilen Brustfeder, nur mit Spiessradien besetzt.

---

FIG. 23. Die Verteilung der Hakenradien im Fahnenteil der Brustfeder der Amsel. links Juvenilfeder, rechts Adultfeder. - - - - Begrenzungslinie der Hakenradienzone.

FIG. 24. Hakenradienverteilung in einer adulten Stirnfeder der Amsel.

FIG. 25. Hakenradienverteilung in einer juvenilen Stirnfeder der Amsel.

FIG. 26. Hakenradienverteilung in einer adulten Beinfeder.

Im Gegensatz zu Brust- und Stirnfeder treten bei der Beinfeder nur wenige Rami mit Dunenradien auf. Der grösste Teil der juvenilen und adulten Feder wird von der Fläche überdeckt, die die Hakenradienverbreitung darstellt (Fig. 26). Trotzdem aber erscheint die Beinfeder weniger kompakt, als die Federn aller andern Regionen.

Ein Vergleich der Verhältnisse bei der Amsel mit den von Hempel beschriebenen bei *Xantholaema* ist nur schwer möglich. Seine in Fig. 6 dargestellte Feder hat die der Juvenilfeder einer Amsel entsprechende Anzahl Rami. Die Fläche der Hakenradien bei *Xantholaema* ist weniger breit, dafür länger als bei der Amsel. Der adulten Feder gegenüber ist dieser Unterschied noch viel ausgeprägter. In allen drei Federn beginnt die Hakenradienfläche basal deutlich in der Mitte der Rami. Bei der Stirnfeder hingegen ist die Fläche gegen den Schaft hin verlagert. Die Zeichnung entspricht ziemlich genau der juvenilen. Die Unterschiede bei der Beinfeder hingegen sind viel grösser: *Xantholaema* mit kleiner, Amsel, juvenil wie adult, mit grosser Hakenradienfläche. Dass sich diese Federn bei den beiden Formen so verschieden verhalten, kann mit der Wahl des Beispiels zusammenhängen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass gerade die Beinfeder, ihrer Lage wegen, bei den verschiedenen Arten eine sehr variable Entwicklung zeigt. Bei den übrigen normalen, nicht sekundär durch verstärkte Einlagerung von Farbstoffen zum Schmuck umgewandelten Konturfedern ist im grossen und ganzen die Verteilung der Hakenradien sehr ähnlich.

Es wurden auch beim Star die Federn aus den entsprechenden Körperpartien untersucht. Wie zu erwarten war, sind auch hier die Unterschiede zwischen der juvenilen und adulten Feder vorhanden. Im Gegensatz zu denjenigen bei der Amsel sind sie aber nicht so gross und deutlich ausgeprägt.

#### IV. DER AFTERSCHAFT

So gross die Zahl der Arbeiten über die Federmorphologie ist, so klein ist diejenige über den Afterschaft. Meist wird er nicht beachtet oder im Falle der Untersuchung einer Spezialstruktur, als ausserhalb der Fragestellung liegend, gar nicht behandelt. Es ist dies bis zu einem gewissen Grade verständlich und auch

möglich, da er einesteils nicht bei allen Arten, andernteils, im speziellen, überhaupt nicht bei allen Federn in der gewöhnlichen Form vorhanden ist. Es ist in unserem Falle, beim Vergleich der Juvenil- und Adultfeder, nötig und interessant zu schauen, ob irgendwelche Unterschiede in der Ausbildung des Afterschaftes bei den verschiedenen Federgenerationen auftreten. Damit ist eine genaue Untersuchung der Radienverhältnisse verbunden, und als weitere Aufgabe soll versucht werden, die Stellung des Afterschaftes zur Gesamtfeder festzulegen. Da die Verhältnisse bei der Amsel und beim Wellensittich durchgeführt wurden, so stellt dies ein kleiner Beitrag zur Klärung der Frage des Afterschaftes bei zwei verschiedenen Gruppen wie den Passerini und den Psittaci dar.

Bevor mit der eigentlichen Beschreibung der Untersuchung begonnen wird, soll zuerst kurz die Literatur besprochen werden, in der auf die Afterfeder eingegangen wird.

Die ersten Angaben sind bei NITZSCH (1833) zu finden. Er schreibt: „Der Afterschaft entspringt an der unteren Seite der Feder unter dem nabelförmigen Grübchen und zwar ziemlich genau an der Stelle, an der dieses in den Hauptschaft eindringt. Er ähnelt dem Hauptschaft, sendet in gleicherweise zweiteilige Aeste aus und bildet so scheinbar eine doppelte Feder.“ Anschliessend folgt eine Aufzählung der Vögel, bei denen er vorkommt: am grössten beim Kasuar (gleich gross und dem Hauptschaft sehr ähnlich), kürzer bei den Hühnern und Tagraubvögeln, sehr klein und schwach bei den allermeisten Passerinen. Bei den Nachtraubvögeln und auch bei nicht wenigen andern Gruppen fehlt der Afterschaft, wobei an seiner Stelle einzelne Aeste auftreten. Als Federn, die keinen Afterschaft besitzen, werden die Schwung- und Steuerfedern genannt. Aus diesen rein summarischen Angaben ist zu schliessen, dass der Afterschaft primär vorhanden ist und erst sekundär reduziert wird. Über die Ausbildung dieser beiden Teile ist nur eine Übersichtszeichnung vorhanden, und in der Beschreibung wird erwähnt, dass am Afterschaft nur Dunenradien ausgebildet sind. Eine zweite Angabe ist bei STRESEMANN (1927) zu finden. Dieser sieht im Afterschaft oder in der Hyporhachis einerseits kein selbständiges Gefiederelement, da er ontogenetisch aus den undifferenzierten Intermediärzellen der ventralen Seite des Federkeims entsteht, während der eigentliche Schaft denjenigen der dorsalen Seite entspringt; andererseits wird der Afterschaft als Neubildung angesehen, die dem



Bedürfnis nach Verdichtung des Federkleides nachkommt, sei es, dass er wie bei den Sphenisci und Galli die Pelzdunen ersetzt, sei es, dass er diese in ihrer Aufgabe unterstützt. Von den bei fehlender Hyporhachis auftretenden Ästen wird nichts erwähnt.

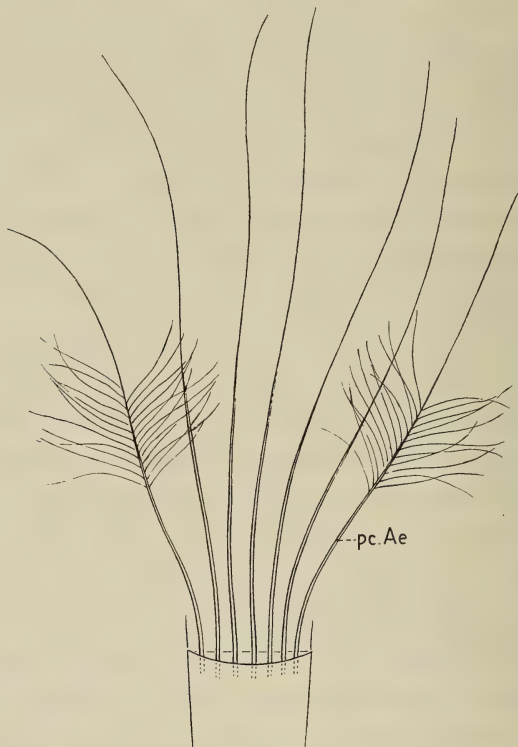


FIG. 27.

Pericalamiale Aeste (pc Ae) bei der Beinfeder der Amsel.

Aus dem Satz, dass der Afterschaft an Flugfedern nur selten andeutungsweise vorkommt, ist dies nicht zu ersehen.

Eine neue Untersuchung über die Verhältnisse des Afterschaftes ist bei HEMPEL (1931) zu finden. Er befasst sich eingehend mit der Verbreitung und der Ausbildung der Adultfeder bei *Xantholaema*. Es zeigte sich bei seinen Untersuchungen, dass der Ausdruck Hyporhachis oder Afterschaft nur für eine gewisse Bildung am Nabel der Feder gilt, während daneben noch, entweder an der gleichen Feder oder an andern ohne Afterschaft, Gebilde auftreten,



die ihrer Stellung und Ausbildung wegen nicht ohne weiteres zu den Rami der Dunenradienzzone gezählt werden können. Sie wurden mit einem neuen Namen belegt und als pericalamiale Aeste bezeichnet. Es scheint mir ebenfalls nötig, diese Nomenklatur einzuführen, da diese Gebilde weder mit den normalen Dunenrami noch mit dem eigentlichen Afterschaft identisch, wohl aber ähnlich sind. Es sind dies die schon bei Nitzsch erwähnten Äste, welche an Stelle des Afterschaftes stehen. Im Gegensatz zu Hempel möchte ich das Wort Afterbüschel als Ausdruck für die Gesamtheit der pericalamialen Äste nicht verwenden, da unter Büschel eine Anzahl, in einem Punkte zusammengefasster Glieder verstanden wird. Bei den Ästen, die linear gelagert sind, ist dies nicht der Fall. Vergleicht man die Angaben der drei Autoren miteinander und beachtet man besonders die Zeichnungen des letztgenannten, so zeigt es sich, dass in der Ausbildung und Form des Afterschaftes Verschiedenheiten auftreten. Dies ist ein weiterer Grund, die Untersuchung der Verhältnisse bei Amsel und Wellensittich vergleichsweise mit den bestehenden Arbeiten durchzuführen. Es wäre noch die Arbeit von MILLER (1924) zu erwähnen, die aber nur eine Aufzählung einiger Ordnungen und Familien mit oder ohne Afterschaft enthält.

Nach der Besprechung der Literatur sei nochmals eine kurze Definition aller Gebilde gegeben, die in der Gegend des Federnabels stehen.

Die Gesamtheit bezeichne ich als Afterfeder. Sie kann unterteilt werden:

- a) pericalamiale Äste, einzelstehende, mit Dunenradien versehene Rami und
- b) eigentlicher Afterschaft, am Federnabel entspringender Schaft mit mehreren Dunenrami.

Bei der Amsel wurden juvenile und adulte Konturfedern von Stirn, Flügeldecken, Brust und Bein untersucht. Die einfachsten Verhältnisse sind an der Beinfeder zu finden (Fig. 27). Ein eigentlicher Afterschaft ist weder juvenil noch adult vorhanden. Es treten nur pericalamiale Äste auf, die horizontal nebeneinander in einer Linie am Nabel inserieren. Eine besondere Basalplatte wird nicht gebildet. Die Insertion der Äste ist besonders an den juvenilen Federn gut zu sehen, wo man den Ursprung und die Ablösung von der Spule in der Nabelgegend gut verfolgen kann.

Das basale Stück der pericalamialen Äste ist radienlos, während in distalen den Dunen- und an der Spitze den Spiessradien ähnliche Radien auftreten. Der besseren Uebersicht wegen wurden die Radien an den pericalamialen Aesten nur bei den beiden äussersten

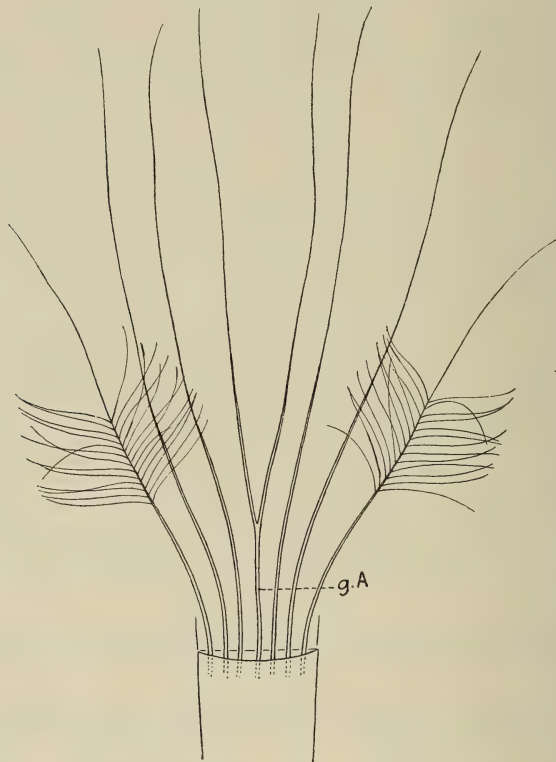


FIG. 28.

Adulte Flügeldeckfeder der Amsel. Pericalamiale Aeste mit einem gemeinsamen Anfangsstück (g. A.)

ein kleines Stück weit eingezeichnet. Es gilt dies auch für die folgenden Figuren. Es scheint mir wichtig zu erwähnen, dass bei den Radien eine alternierende Torsion der Basallamelle festzustellen ist. Im Gegensatz zu den gewöhnlichen Dunenradien wird hier aber dadurch nicht eine deutlich verschiedene Stellung der Pennula im Raum hervorgerufen, sondern trotz der Torsion überlagern sich die Radien regellos. Wie schon erwähnt, besteht als einziger Unterschied zwischen juveniler und adulter Ausbildung

nur das deutlichere Hervortreten der Verwachsstellen an der Spule. Dies ist vielleicht auf die feinere und schwächere Form der juvenilen Feder gegenüber der massiveren adulten zurückzuführen. Eine weitere Entwicklung der Afterfeder ist bei den Flügeldecken festzustellen. An der juvenilen Feder stehen die pericalamialen

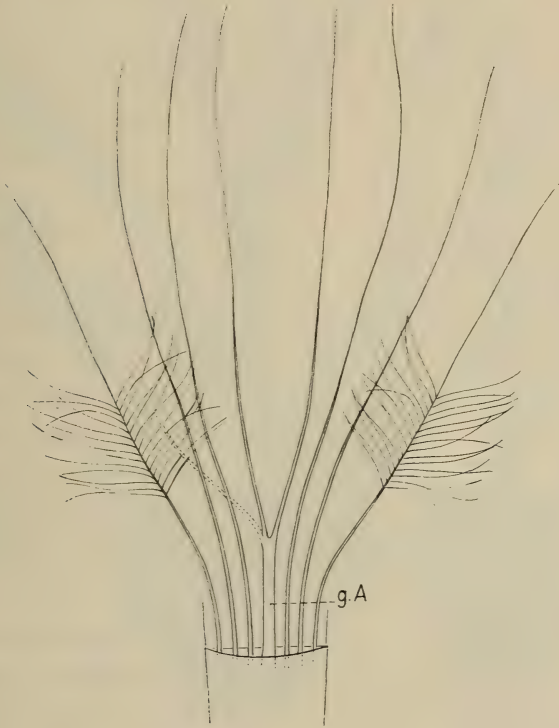


FIG. 29.

Adulte Stirnfeder der Amsel. Gemeinsames Anfangsstück mit breiterem Durchmesser.

Äste wie bei der Beinfeder wiederum isoliert. Bei der adulten Deckfeder hingegen ist neben einer Anzahl von einzelstehenden Ästen auch eine Verzweigung eines solchen zu sehen (Fig. 28). Es erhebt sich nun die Frage, ob das gemeinsame Stück als After-schaft zu bezeichnen ist. Untersucht man mehrere Deckfedern, so sieht man, dass nicht bei allen eine solche Zweiteilung auftritt. Man muss das gemeinsame Anfangsstück, wenn nicht gerade als eine Missbildung — dagegen spricht das Auftreten bei mehreren

Federn —, so doch als etwas nicht für alle Deckfedern Spezifisches auffassen und somit als ein nicht eindeutiges Kriterium für den Afterschaft ansehen. Ferner ist im Gegensatz zum richtigen After-

schaft kein Unterschied im Durchmesser zwischen dem gemeinsamen Basalstück und den einzelnen pericalamialen Ästen festzustellen. Als Drittes sei erwähnt, dass die Äste von der Gabelstelle an eine gewisse Strecke keine Radien tragen und die folgende Radienzone sich genau so verhält wie bei einem gewöhnlichen pericalamialen Ast. Ein gewisser Unterschied zwischen juvenil und adult ist in der Länge des radienlosen Basalstücks zu sehen, das bei den adulten Federn etwas kürzer als bei den juvenilen ist. Eine weitere Stufe in der Entwicklung ist bei den Stirnfedern zu beobachten. Neben den normalen Ästen treten wieder solche auf, die ein gemeinsames Basalstück haben. Während bei den Flügeldeckfedern nur eine einfache Dichotomie vorhanden ist, können hier 3 Rami, d. h. 1 + 2 aus dem gemein-



FIG. 30.

Juvenile Brustfeder der Amsel. Ausgebildeter Afterschaft (Afsch) neben pericalamialen Aesten (pc Ae).

samen Stück entspringen (Fig. 29). Ein weiterer Unterschied ist im Durchmesser zu bemerken, der etwas grösser als derjenige der einzelstehenden Äste ist. Daneben sind wieder Federn vorhanden, denen solche Bildungen fehlen und nur einzelne Äste aufweisen. Über das Längenverhältnis von Afterfeder zu Gesamtfeder in den drei bisher genannten Regionen ist zu sagen, dass die Länge der



Afterfeder höchstens  $\frac{1}{4}$  der Gesamtlänge, meist aber viel weniger beträgt. Zwischen juvenil und adult ist in dieser Beziehung kein



FIG. 31.

Adulte Brustfeder der Amsel. Gut ausgebildeter Afterschaft.

Unterschied festzustellen. Die pericalamialen Äste fallen im Vergleich mit der übrigen Feder nicht besonders auf und scheinen eher rudimentär zu sein.

Ganz anders ist der Sachverhalt bei der juvenilen und adulten Brustfeder, da beide einen gut ausgebildeten Afterschaft besitzen (Fig. 30, 31). Die pericalamialen Äste sind aber auch nicht ver-

schwunden, sondern inserieren wie bei den vorher beschriebenen Federn in horizontaler Linie nebeneinander. Als grundlegender Unterschied ist das Auftreten des Afterschaftes zu bezeichnen, der in der Mitte der Ventralseite entspringt. Während er in seinem basalen Stück keine Radian trägt, ändert sich dies in der Nähe der Abgangsstelle des ersten Ramus. Es stehen dann ebenfalls Radian am Schaft, wie dies auch bei einer gewöhnlichen Konturfeder in der Dunenradienzzone der Fall ist. Im Gegensatz zu den pericalamialen Ästen gehen durch die alternierende Torsion der Basallamellen die Pennula der Radian wie bei einem normalen Dunenramus in verschiedenen Winkeln ab. Es gelten mit Ausnahme der Zone I die gleichen Bilder. Bis jetzt wurde niemals diese Tatsache der Radientorsion erwähnt. Es scheint mir dies aber ein sehr wichtiges Argument dafür zu sein, dass auch der Afterschaft kein strukturloses Rudiment ist. Nach meinen Untersuchungen stellt er vielmehr ein selbständiges und wohlstrukturiertes Gebilde dar. Zwischen juvenil und adult ist, wie bei den gewöhnlichen Dunenrami, ein deutlicher Unterschied festzustellen. Juvenil sind die Radian lockerer verteilt und das Gesamtbild ist nicht so klar. Ferner können sich die Rami des Afterschaftes bei der adulten Feder nochmals dichotom teilen, was ich bei den juvenilen nicht beobachten konnte. Wie früher gesagt wurde, ist das Verhältnis der Länge der pericalamialen Äste, mit oder ohne gemeinsames Basalstück, zu derjenigen der Gesamtfeder höchstens  $\frac{1}{4}$ . Der eigentliche Afterschaft hingegen ist  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  so lang wie die zugehörige Feder. Ein Unterschied zwischen juvenil und adult konnte in dieser Beziehung nicht festgestellt werden.

Als zweites Untersuchungsobjekt dienten die Federn des Wellensittichs aus den gleichen Bezirken wie bei der Amsel. Es zeigte sich, dass die Verhältnisse, sowohl in der Ausbildung als auch hinsichtlich der Verteilung, ganz andere sind. Die Federn aller untersuchten Regionen besitzen einen eigentlichen Afterschaft und pericalamiale Äste. Aus diesem Grunde soll zuerst generell der Aufbau der Hyporhachis, welcher für alle Federn gilt, beschrieben und erst nachträglich die Abweichungen in den verschiedenen Regionen behandelt werden.

Der Afterschaft entspringt aus der Nabelgegend mit einer mehr oder weniger langen dreieckigen gewölbten Grundplatte, die dann sich verjüngend den eigentlichen Schaft bildet (Fig. 32). Daran

inserieren in grosser Zahl die Dunenrami, welche in ihrem distalsten Teil Spiessradien tragen. Weder bei adult noch bei juvenil konnte ich eine Dichotomie der einzelnen Rami sehen. Eine Torsion der

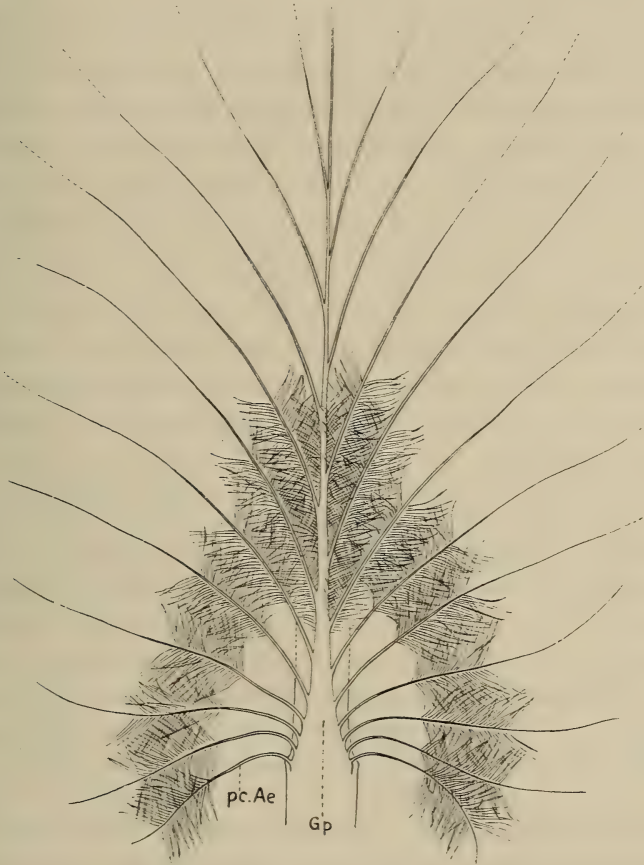


FIG. 32.

Afterschaft einer adulten Brustfeder des Wellensittichs. Gp dreieckige Grund-(Basal) platte.

Basallamellen ist ebenfalls festzustellen, wenngleich auch ihre Wirkung durch das gegenseitige Überlagern der Radien benachbarter Rami fast nicht zum Ausdruck kommen kann. Es zeigt sich der Afterschaft mehr als ein buschiges Gebilde, das deutlich zur Unterstützung der allgemeinen kleinen Dunenradienzone dient. Da die dreieckige Basalplatte fast die ganze ventrale Schaftseite



einnimmt, können die pericalamialen Äste nicht mehr horizontal inserieren. Sie stehen an den beiden Seiten des Dreiecks stufenförmig übereinander. Diese Tatsache der Insertionsstellen scheint mir ein Beweis dafür zu sein, dass die pericalamialen Äste ebenfalls zu der Afterfeder bzw. zum Afterschaft zu rechnen sind. Wäre dies nicht der Fall, so würden sie entweder unterhalb oder hinter der Basalplatte horizontal inserieren oder überhaupt fehlen. Ihr Aufbau ist der gleiche wie bei der Amsel, ein kurzer radienloser Basalteil und daran anschliessend Dunenradien mit gedrehter Basallamelle. Eine dichotome Teilung, wie sie bei den afterschaftslosen Federn der Amsel beobachtet wurde, tritt hier nirgends auf. Vergleicht man die Unterschiede zwischen juvenil und adult, so gilt das bei der Amsel Gesagte ebenfalls für den Wellensittich. Bei der adulten Feder ist der Afterschaft viel dichter, auch ist eine gewisse Regelmässigkeit in der Stellung der Radien zu erkennen. Bei der Juvenilfeder ist dies nicht der Fall. Es zeigt sich somit eine Steigerung der formalen Ausbildung von der Juvenilfeder zur Adultfeder.

Ein weiteres Faktum, das bis jetzt ebenfalls nirgends erwähnt wurde, betrifft die Färbung des Afterschaftes. In allen Arbeiten, die sich mit diesem Kapitel beschäftigen, wird angegeben, dass die Pigmentierung an den Ramus und an die Haken- und Bogenradien gebunden ist. Da beim Afterschaft nur Dunenradien auftreten, sollte also eine Färbung gar nicht vorhanden sein. Dem ist aber nicht so. Beim näheren Zusehen zeigt es sich, dass die Internodien gefärbt sind. Es kann ein Zusammenhang zwischen Färbung und dem Körperbezirke, aus dem die betreffende Feder stammt, festgestellt werden. Am stärksten ist der Afterschaft der gelben adulten Stirnfeder gefärbt, wobei aber die leuchtende Farbe der eigentlichen Konturfeder nicht ganz erreicht wird. Die Abnahme der Färbungsintensität erfolgt stufenweise vom Maximum bei den Federn der Stirnpartie über die Flügeldecken, Brustpartie bis zum gerade noch feststellbaren Minimum bei den Beinfedern. Während bei der Stirnfeder allein die gelbe Farbe vorhanden ist, tritt bei den Federn der andern Partien grüngelb auf. Beim Vergleich zwischen Juvenil- und Adultfeder zeigt es sich, dass die Färbung des Afterschaftes einer Adultfeder viel intensiver ist. Interessanterweise ist sie bei der gezeichneten juvenilen Stirnfeder ebenfalls gelb, wenn auch weniger stark. Als Farbstoff kommt der gleiche,



d. h. das gelbe Lipochrom in Frage, wie es auch bei der Konturfeder auftritt.

Nach den allgemein gültigen Ausführungen über die Ausbildung des Afterschaftes soll nun im speziellen die Form der verschiedenen untersuchten Regionen beschrieben werden. Am kleinsten ist der Afterschaft bei der Bein- und Flügeldeckfeder ausgebildet. Er erreicht höchstens die halbe Länge der zugehörigen Feder. Die dreieckige Basalplatte ist kurz und die Anzahl der pericalamialen Äste klein. Bei der juvenilen Flügeldeckfeder ist das ganze Gebilde gegenüber der adulten besser entwickelt. Es treten mehr einzelnstehende Äste auf und die Radien erscheinen etwas dicker. Gerade umgekehrt verhält sich die Pigmentierung, die bei der juvenilen Feder kaum wahrnehmbar, adult hingegen deutlich sichtbar ist. Die beste Entwicklung des Afterschaftes finden wir bei den Stirn- und Brustfedern. Seine Länge erreicht hier die Hälfte bis dreiviertel der Gesamtfederlänge. An den Seiten der gut ausgebildeten dreieckigen Basalplatte inserieren eine grössere Anzahl von pericalamialen Ästen. Die Fahne ist bei den adulten Federn viel buschiger und dichter als bei den juvenilen. Zur Färbung wurde bereits gesagt, dass sie adult stärker auftritt. Bei der Stirnfeder ist noch sehr deutlich zu sehen, dass adult ungefähr die distale Hälfte des Afterschaftes gefärbt ist, während juvenil die gelbe Zone nur etwas mehr als ein Drittel ausmacht.

Nachdem die Federn der verschiedenen Partien bei Amsel und Wellensittich einzeln behandelt wurden, soll abschliessend versucht werden, zusammen mit den Ergebnissen aus der Arbeit von Hempel über *Xantholaema*, die Verhältnisse der Afterfeder vergleichend zu betrachten.

Die einfachste Entwicklungsstufe tritt bei der Amsel auf. Zuerst besteht die Afterfeder nur aus den pericalamialen Ästen. Dann aber folgt eine Stufe, in welcher aus einem gemeinsamen, doch gleich dicken Anfangsstück 2 Äste entspringen. Ich glaube aber nicht, dass dieses schon als Anlage des Afterschaftes bezeichnet werden kann. Betrachtet man Fig. 36 bei HEMPEL, die eine Kehlfeder mit einer solchen Anlage zeigt, so muss man feststellen, dass erst die nächste Stufe bei der Amsel, d. h. wenn drei Äste ein gemeinsames Basalstück haben, ungefähr dieser Zeichnung entspricht. Während bei *Xantholaema* noch weitere Stufen in der Entwicklung zu sehen sind, ist dies bei der Amsel nicht der Fall. Bei

der Brustfeder tritt noch die letzte Stufe auf, indem dort Afterschaft und horizontal inserierende pericalamiale Äste vorhanden sind.

Im Gegensatz dazu stehen die Verhältnisse beim Wellensittich, indem alle Federn einen Afterschaft besitzen. Sein Basalstück ist dreieckig verbreitert und am langen Schaft sitzen viele Rami. Die pericalamialen Äste inserieren nicht mehr horizontal, sondern steigend. Vergleicht man die Bilder mit denjenigen von *Xantholaema*, so sieht man, dass der Wellensittich die höchste Ausbildung des Afterschaftes aufweist. Bei allen untersuchten Federn ist er in endgültiger Form schon von Anfang an vorhanden. Ferner ist die grosse Anzahl Rami zu beachten, während bei Amsel und *Xantholaema* relativ wenige vorhanden sind. Als ein weiteres Zeichen für die höchste Stufe der Entwicklung beim Wellensittich muss die Färbung der Internodien angesehen werden.

Betrachtet man vergleichend die Verhältnisse des Jugend- und Adultkleides, so ist in der Grösse des Afterschaftes kein bedeutender Unterschied festzustellen. Hingegen zeigt sich eine Steigerung in der formalen Ausbildung. Die Pennula der Dunenradien kommen beim Afterschaft der Adultfeder, gleich wie bei der normalen Konturfeder, durch die alternierende Torsion der Basalamellen in verschiedene Richtungen zu stehen. Bei der juvenilen Feder ist die Torsion wohl zu beobachten, die geregelte Anordnung aber ist nicht so stark ausgeprägt, was durch die geringere Anzahl der vorhandenen Radien bedingt ist. Zu erwähnen ist noch die Dichotomie der Rami beim Afterschaft der adulten Brustfeder der Amsel.

Eine weitere Entwicklung von juvenil nach adult zeigt die Färbung der Hyporhachis beim Wellensittich, indem diese adult viel intensiver als juvenil ist.

## V. DIE PIGMENTIERUNG

Zum Abschluss des vergleichend- morphologischen Teils soll die Pigmentierung der Juvenil- und Adultfedern von Amsel und Star beschrieben werden. Es ist dabei vor auszuschicken, dass nur die Pigmentverteilung in den einzelnen Radien untersucht wurde, während die Färbung der Feder als Ganzes und deren Zeichnung

erst bei den Rupfversuchen dargestellt werden. Genau wie in struktureller Hinsicht immer nur die rein makroskopischen Unterschiede angegeben werden, ist bis heute nirgends eine genaue vergleichende Untersuchung über die Verteilung des Pigments in der Juvenil- und Adultfeder zu finden.

Bei den untersuchten Formen, der Amsel und dem Star, kommt die Färbung ausschliesslich durch das Melanin zustande, während die zuweilen als Lipochrome zusammengefassten Farbstoffe nirgends vorhanden sind.

Bei Schnitten durch Federkeime konnte ich nur eine Einlagerung des Pigments in die Radien und keine Anlagerung an dieselben feststellen. Diese Anlagerung des Melanins an die Radien wurde nur von GREITE (1934) beschrieben, während alle übrigen Untersuchungen, auch die meinigen, diese Tatsache nicht bestätigen können.

In neuerer Zeit wurde das Problem der Färbung der Vogelfeder von FRANK (1939) behandelt. Er gibt eine Zusammenfassung aller Färbungsmöglichkeiten durch Pigment und Struktur und setzt sich eingehend mit den bestehenden Arbeiten auseinander. Das Melanin und die damit im Zusammenhang stehenden Fragen, wie z. B. die Löslichkeit, die Stellung von Phaeo- und Eumelanin zueinander und die verschiedenen Stäbchen- und Kugelformen des Pigments, werden ausführlich beschrieben und diskutiert. Aus diesem Grunde erübrigt sich für mich die nochmalige Schilderung der allgemeinen Fragen. Es soll ausschliesslich nur auf den Unterschied zwischen juveniler und adulter Pigmentierung bei der Amsel und dem Star geachtet werden.

Bei den Federn der genannten Arten lassen sich auch in Bezug auf die Pigmentierung die zwei strukturellen Abschnitte, der Dunenteil einerseits und der Fahnteil anderseits, unterscheiden.

#### 1. *Dunenteil.*

Während sich der Fahnteil bei den untersuchten Arten in der Juvenil- und Adultfeder verschieden verhält, kann dies für den Dunenteil nicht behauptet werden. Die Pigmentverteilung ist sowohl juvenil wie adult gleich. Die „Proximal“- und „Distalradien“ sind gleich gebaut und zeigen auch die gleiche Pigmentierung. Es ist interessant zu sehen, dass eine gewisse Abhängigkeit zwischen der Form des Basalstücks — damit auch nach den früheren



Ergebnissen mit der Stellung des einzelnen Radius am Ramus — und dessen Pigmentierung besteht. Das breite, beidseitig mit Zotten und Fortsätzen versehene Basalstück der basal an den einzelnen Rami stehenden Dunenradien ist am dunkelsten gefärbt, d. h. es sind dort grössere Mengen von Pigment eingelagert (Fig. 10). Je weiter aber die Radien von der Ramusbasis entfernt sind, desto weniger ist das Basalstück pigmentiert. Dort ist dieses nicht mehr breit, sondern langgestreckt, schmal und ohne Fortsätze. So treten in diesen distal stehenden Radien nur noch 2—3 Pigmenthaufen auf. Im Gegensatz zu den Radien des Fahnteils ist bei den Dunenradien keine genau festgelegte Anordnung der einzelnen Pigmentflecken festzustellen.

Mit der verschieden gestalteten Ausbildung des Pennulums geht auch eine solche der Pigmentierung parallel. Wie früher schon gezeigt, lässt sich eine Entwicklungsreihe feststellen. In gleicher Weise kann man dies auch von der Pigmentierung behaupten. Im einfachsten Fall (Fig. 8 a) tritt das Pigment als einheitliche, undifferenzierte Masse auf und ist auf eine Stelle, den Nodus, konzentriert. Das ganze Internodium ist unpigmentiert. Mit der Weiterentwicklung des Pennulums (Fig. 8 b, c) tritt eine Auflockerung des Pigmentballens ein. Die einzelnen Stäbchen sind aber nicht isoliert sichtbar und das Pigment ist auch nicht auf das ganze Internodium verteilt. Erst bei der höchstentwickelten Form (Fig. 8 d) ist das ganze Internodium durch die einzelnen schwarzen Stäbchen gefüllt.

## 2. *Fahnteil.*

Die Färbungsunterschiede des Gesamtfederkleides sind nach den Ergebnissen des Dunenteils von der Pigmentierung der Elemente des Fahnteils der Konturfeder abhängig. Der besseren Übersicht wegen müssen die Verhältnisse von Amsel und Star gesondert geschildert werden.

### A. Amsel.

Zum Vergleich der Pigmentierungsverhältnisse wurden die Brustfedern des neutralen Jugendkleides und des männlichen Adultkleides herangezogen. Das helle, juvenile Braun einerseits und das dunkle, adulte Schwarz andererseits stellen in diesem Falle die beiden Extreme dar.



Das in Fig. 33 dargestellte Teilstück eines juvenilen Bogenradius lässt deutlich eine sehr lockere Verteilung der kleinen Pigmentkörner und deren Lagerung erkennen. Zunächst ist die

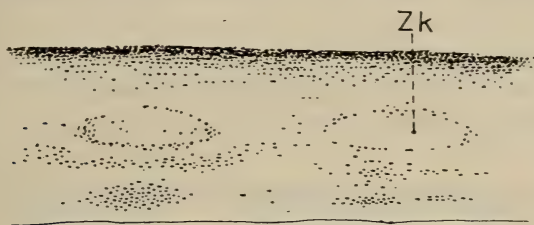


FIG. 33.

Amsel, Brust juvenil. Teilstück eines Bogenradius.  
Zk Zone des ehemaligen Zellkerns.

durchgehende Pigmentierung der einen Kante zu bemerken, während auf der gegenüberliegenden Seite sich das Pigment in Kantennähe konzentriert. Zwischen diesen beiden Pigmentansammlungen liegt etwas neben der Radiusmitte die Zone des ehemaligen Zellkerns. Die Grenze dieser Zone wird deutlich markiert durch einen Ring von Melaninkörnern, die manchmal etwas grösser

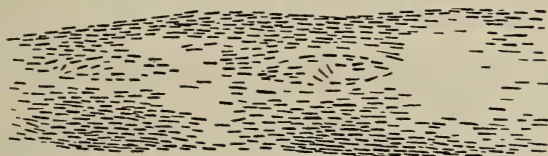


FIG. 34.

Amsel, Brust adult. Teilstück eines Bogenradius.

als die übrigen sein können. In regelmässigen Abständen treten helle, beinahe unpigmentierte Querstreifen auf, durch welche die Basallamelle in einzelne Glieder zerlegt wird. Diese Teilstücke entsprechen, wie später im histologischen Abschnitt zu sehen ist, den einzelnen Zellen, aus denen die Radien entstanden sind. Ganz anders verhält es sich mit der Pigmentierung eines adulten, schwarzen Bogenradius (Fig. 34). Zwei Unterschiede sind sofort auffallend: die viel stärkere Pigmenteinlagerung und die bedeutende Zunahme der Pigmentstäbchengrösse. Während juvenil das Melanin nur in

bestimmten Stellen eines Teilstücks gelagert ist und in den übrigen fehlt, ist ein gleiches Stück des adulten Radius überall vollkommen ausgefüllt. Die einzige Ausnahme bildet der proximalste, verbreiterte Teil, mit dem der Radius am Ramus ansetzt. Er zeigt juvenil und adult eine lockere Pigmentverteilung, doch ist aber auch dort der Unterschied in der Stäbchengrösse vorhanden. Wie juvenil, ist auch adult die Kante durch verstärkte Melanineinlagerung ausgeprägt. Die Zone der ehemaligen Zellkerne ist kaum mehr



FIG. 35.

Star, Brust juvenil. Teilstück  
eines Bogenradius.

zu sehen und es ist hauptsächlich keine solch deutliche Zeichnung der Grenze festzustellen. Wie schon eingangs erwähnt, sind die Melaninstäbchen viel grösser. Sie haben mindestens dreimal die Länge der juvenilen und sind nicht hellbraun, sondern schwarz. Die Einteilung der Basallamelle

in einzelne Teilstücke durch die unpigmentierten, hellen Querstreifen ist ebenfalls vorhanden.

Die Unterschiede der Pigmentierung zwischen juvenilem und adultem Bogenradius der Brustfeder der Amsel können folgendermassen zusammengefasst werden:

Juvenil: Lockere Pigmentverteilung, helles Pigment und kleine Korngrösse des Melanins.

Adult: Intensive Pigmentierung, dunkles Pigment und lange Melaninstäbchen.

#### B. Star.

Auch beim Star sind die Pigmentkörner in Stäbchenform ausgebildet. Zwischen der juvenilen und adulten Pigmentverteilung besteht ebenfalls ein grosser Unterschied.

In einem Bogenradius der Juvenilfeder liegen die Pigmentstäbchen sehr locker reihenweise nebeneinander (Fig. 35). Sowohl der Abstand zwischen den einzelnen Stäbchen als auch derjenige zwischen den Reihen ist ziemlich gross und das Melanin ist deshalb diffus verteilt. Die Zone des ehemaligen Zellkerns sowie die unpigmentierten Querbänder sind nur angedeutet und treten wenig in

Erscheinung. Das Basalstück eines Hakenradius zeigt die gleiche Pigmentverteilung. Bei den Hamuli und den Wimpern wird die Pigmentierung erst nach dem Einlegen in Canadabalsam deutlich sichtbar, während in Luft diese Fortsätze und Anhänge sehr hell erscheinen.

Ganz im Gegensatz zu juvenil steht die Pigmentverteilung in einem adulten Bogenradius (Fig. 36). Schon beim oberflächlichen Beobachten fallen die hellen, unpigmentierten Querstreifen auf.



FIG. 36.

Star, Brust adult. Teilstück eines schwarzen Bogenradius.

In den pigmentierten Stellen ist das Melanin sehr dicht gelagert und besonders an den Kanten ist die Häufung so gross, dass nur ein ganz kleiner Zwischenraum zwischen den einzelnen Stäbchen vorhanden ist. Die reihenweise Anordnung des Melanins ist aber trotz der sehr dichten Lagerung in den einzelnen Pigmentpaketen immer noch deutlich zu sehen. In der Art der Pigmentierung lassen sich an einem Proximalradius 3 verschiedene Zonen unterscheiden: die proximale Zone, das Mittelstück und das Pennulum. Im basalen Teil, also an der breiten Stelle des Radius, füllen die Pigmentpakete im Gegensatz zum Mittelstück nicht die ganze Breite aus und deshalb ist die Bänderung nicht so gut zu sehen. Während das Basalstück bis zum ventralen Zahn sehr dunkel pigmentiert ist, zeigt das Pennulum eine ganz andere Pigmentverteilung. Es ist in dieser Beziehung bei der juvenilen und adulten Feder gleich ausgebildet. Die Melaninstäbchen liegen sehr locker im ganzen Pennulum verteilt. Die Abstände zwischen den einzelnen Körnern sind unregelmässig und die Anordnung in Reihen ist nur ganz undeutlich zu sehen. Es erscheint daher das distale Radiusstück durch die aufgelockerte Verteilung des Pigments viel heller als das basale.

Bei den Hakenradien ist im Basalstück mit Ausnahme des proximalen Teils, eine durchgehende, ununterbrochene ebenfalls



sehr dichte Pigmentierung zu sehen. Bei manchen Distalradien tritt oft auch eine Unterteilung des Pigmentstreifens durch einzelne helle Querbänder ein. Doch sind diese nicht so breit und regelmässig wie bei den Bogenradien. Das distal des Ventralfortsatzes gelegene Radiusstück zeigt die Schillerstruktur (Fig. 37). Es ist stark verbreitert und im durchfallenden Licht lässt sich eine durch helle, dünne und gezackte Querlinien hervorgerufene Einteilung in einzelne dunkelbraune Rechtecke erkennen. Das ganze Gebilde

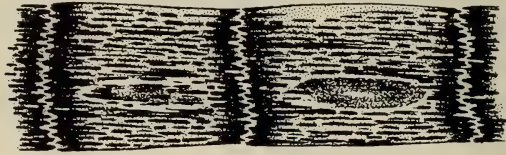


FIG. 37.

Star, Brust adult. Teilstück eines Schillerradius.

ist beinahe undurchsichtig, doch ist die Pigmentverteilung deutlich zu sehen. Wie in Fig. 37 dargestellt ist, ziehen viele Reihen von Stäbchen nebeneinander von einer Begrenzungslinie zur andern. In der Mitte eines jeden Gliedes liegt die im durchfallenden Licht hell, im Auflicht dunkel erscheinende Zone des ehemaligen Zellkerns. Das nicht umgewandelte Endstück eines Schillerradius zeigt eine lockere Pigmentverteilung. Es ist aber nur noch bei wenigen Radien vorhanden, da die Grenze zwischen dem spröden Schillerradius und diesem weniger stark pigmentierten distalsten Stück wie eine präformierte Risstelle wirkt. Es brechen hier schon bei der kleinsten Belastung die beiden Teile auseinander. Aus diesem Grunde wird oft dieses letzte Stück eines Schillerradius gar nicht beachtet.

Die Spitzen der Brustfedern sind vollkommen weiss. Nach dem Einlegen der weissen Rami und Radien in Canadabalsam ist nirgends eine Pigmentierung festzustellen. Die Umrisse verschwinden und die Radien sind nur noch ganz schwach erkennbar. Da also kein Pigment vorhanden ist, wird das einfallende Licht nicht absorbiert, sondern diffus reflektiert. Es ist interessant zu sehen, dass zur Verstärkung der Reflexion die Oberfläche des Radius nicht glatt, sondern ein wenig rauh strukturiert ist.



Im Gegensatz dazu tritt in den Radien der braunen Dorsalfederspitzen immer Pigment auf (Fig. 38). Die Radien sind gleich gebaut wie die weissen unpigmentierten der Brustfedern und tragen ebenfalls die langen spitzen Fortsätze. Der ganze Radius und die Spitzen sind mit diffus verteiltem Melanin gefüllt. Eine reihenweise Anordnung ist nur im basalen Teil, im distalen dagegen nicht genau festzustellen. Die dilute Verteilung der Stäbchen entspricht ungefähr derjenigen in der Juvenilfeder.

Im Anschluss an die Beschreibung der verschiedenen Pigmentierungsformen der Federn vom Star soll zur Ergänzung und Vervollkommenung ein kurzer Abschnitt folgen, in dem die histologischen Verhältnisse der einzelnen Federn während ihrer Entwicklung einander vergleichend gegenüber gestellt werden.

Zu diesem Zwecke wurden Querschnitte durch 10 tätige Federkeime von juvenilen und adulten Brustfedern hergestellt. Die Schnittdicke betrug  $5\ \mu$ , und als Kernfärbung verwendete ich Hämatoxylin Delafield, zur Plasmafärbung Eosin oder Orange G. Durch die Wahl eines geeigneten Zeitpunktes konnte erreicht werden, dass nur der distalste Teil der Federkeims verhornt und deshalb etwas schwieriger zu schneiden war. Der ganze übrige Rest mit Weiss- und Schillerstruktur der adulten Feder bot beim Schneiden keinerlei Schwierigkeiten.

Wenngleich auch die Entwicklung und Ausbildung der Radien, Rami und des Schaftes von GREITE (1934) sehr genau für eine normale, d. h. keine Sonderstrukturen enthaltende Feder von der Taube (*Columba domestica*) beschrieben wurde, so ist es im Interesse einer kompletten Darstellung angebracht, nochmals die einzelnen Schritte der Federentwicklung darzustellen. Die Beschreibung der ersten Stadien der Radienbildung aus den undifferenzierten Epidermiszellen des Federkeims soll sehr kurz und mehr summarisch gehalten sein. Sie ist für die juvenile und adulte Feder gleich. In der undifferenzierten, vielschichtigen Epidermis des Federkeims



FIG. 38.

Star, Rückenfeder adult. Endstück eines braun gefärbten Radius.

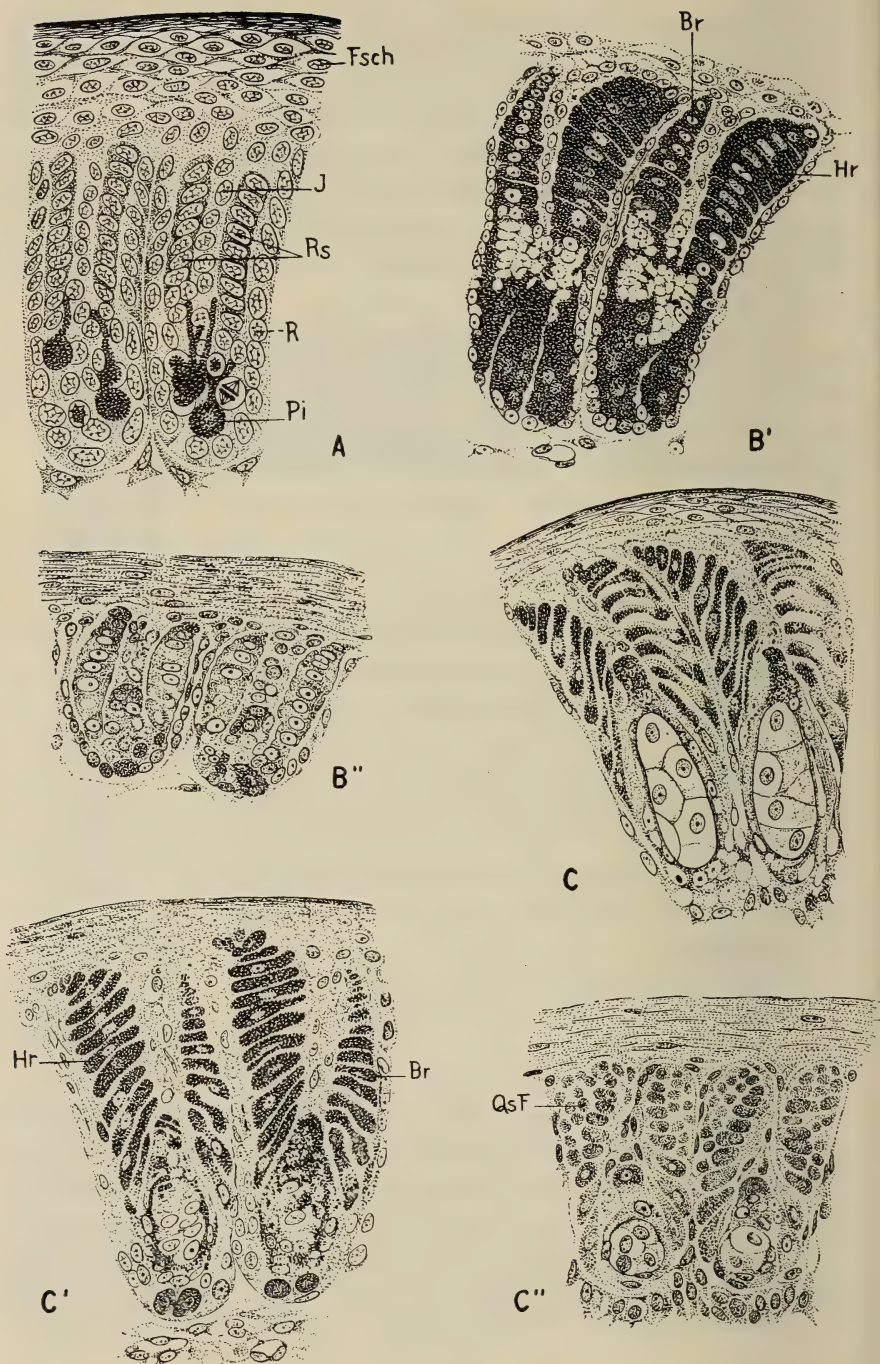


FIG. 39.

tritt durch die Bildung von Primärleisten eine Aufteilung ein. In der weiteren Entwicklung ordnen sich die Zellen so zueinander, dass in einem Querschnitt einer Primärleiste als deren Begrenzung beidseitig je eine Randplatte, innerhalb dieser zwei Radiogenplatten und zwischen den letzteren eine Interradiogenplatte zu sehen ist (Fig. 39 A). In Längsschnitten ist zu erkennen, dass dem Ausdruck Radiogenplatte nur an der Basis des Federkeims eine gewisse Richtigkeit zukommt. Allein in dieser Zone stehen die einzelnen Zellreihen senkrecht zur Federachse. Je weiter aber diese Reihen von der Basis entfernt sind, d. h. je weiter deren Entwicklung fortgeschritten ist, desto mehr biegen sie — an der Peripherie beginnend — von ihrer ursprünglich senkrechten Lage ab und kommen schliesslich beinahe parallel zur Federkeimachse zu stehen. Was also in einem distal gelegenen Schnitt zu sehen ist, kann nicht ein Querschnitt durch eine einzelne Radiogenplatte sein, sondern ein solcher durch eine Reihe von Radiogensäulen. Aus diesen Säulen entstehen in der weiteren Entwicklung die einzelnen Radian. So stellt also jedes Kästchen einen Querschnitt durch einen andern Radius dar. Bis zu dieser Entwicklungsstufe sind die Verhältnisse für die juvenilen und adulten Federn gleich. Mit Beginn der Einlagerung des Pigments aber treten Unterschiede auf, aus denen schlussendlich die verschieden gestalteten Endstadien der fertigen Radian resultieren.

Wenn im Federkeim das in Fig. 39 A dargestellte Stadium gebildet ist, haben die Pigmentzellfortsätze beinahe ihre grösste Längenausdehnung erreicht. Sie stellen Ausläufer der axial gelegenen Melanophoren dar und führen das in diesen Zellen gebildete Pigment mit sich. Das von ihnen an die einzelnen Zellen der Radiogensäulen herangeführte Melanin wird nun abgegeben und in die Zellen eingelagert. Die Juvenilfeder zeigt in ihrer weiteren Entwicklung den bei GREITE und verschiedenen anderen Autoren beschriebenen Verlauf des Normalfalls der Federneubildung. Die

FIG. 39.

Querschnitte durch juvenile und adulte Primärleisten. A Ausgangsstadium für juvenile und schwarze adulte Radian. C Ausgebildete Juvenilradian. B' C' Entwicklung der schwarzen adulten Radian. B'' C'' Entwicklung der weissen adulten Radian. Br Bogenradius, Fsch Federscheide, Hr Hakenradius, I Interradiogenplatte, Pi Pigment, Q s F Querschnitt durch spitze Fortsätze, R Randplatte, Rs Radiogensäule.



einzelnen Zellen der Radiogensäulen platten sich ab und im Querschnitt erkennt man die endgültige Form der Haken und Bogenradien (Fig. 39C). Ganz anders verhält sich die Adultfeder mit den Schillerradien. Mit dem Beginn der Pigmenteinlagerung flachen sich die einzelnen Zellen der Radiogensäulen, aus denen später die Schillerradien hervorgehen, nicht ab, sondern wachsen dafür in die Breite (Fig. 39B'). Dies ist besonders im distalen Teil der Fall, sodass die ganze Säule keulenförmig aussieht. Im proximalen Teil hingegen tritt diese Verbreiterung kaum ein und die einzelnen Zellen verhalten sich wie im Normalfall. Es ist dies auch verständlich, da doch die Schillerstruktur beim Star keine Basal- sondern eine Distalmodifikation ist. Gerade in diesem proximalen Teil aber werden die normal gebauten Basallamellen geschnitten. Wohl tritt nachher eine, wie auch schon bei der Juvenilfeder erwähnte, Längsstreckung ein, so dass sie gleich lang wie diejenigen des distalen Teils werden können. Es sind aber die beiden Abschnitte immer noch sehr deutlich durch ihre charakteristische Form zu unterscheiden (Fig. 39C'). Die einzelnen Zellen verändern gleichzeitig ihre Lage und kommen beinahe parallel zum Ramus zu liegen. Im Gegensatz dazu bleiben die modifizierten Teile des Schillerradius in der mehr oder weniger senkrechten Lage zum Ramus.

Die zweite Radiogensäule der Primärleiste, aus der die Bogenradien gebildet werden, zeigt adult ebenfalls eine starke Pigmenteinlagerung. Es tritt aber keine Verbreiterung ein und die Entwicklung geht wie beim proximalen Teil der andern Hälfte vor sich. Es erübrigt sich deshalb die nochmalige Beschreibung.

Neben den Schillerradien treten bei den Adultfedern der Brustpartie in der Spitzenregion die weissen Radien auf. Schon nach dem Einlegen in Canadabalsam zeigte es sich, dass sie kein Pigment enthalten. Beim Betrachten eines Querschnittes durch eine vollständig ausdifferenzierte Primärleiste aus dieser Zone fällt besonders die Spindelform der Basallamellen im proximalen Abschnitt auf (Fig. 39B'', C''). Für den distalen Teil sind die sehr gut sichtbaren Querschnitte durch die spitzen Fortsätze charakteristisch. Die Entwicklung der weissen Radien stimmt mit derjenigen der vorher beschriebenen vollständig überein. Es tritt aber, da ja kein Pigment vorhanden ist, keine keulenförmige Ausweitung der einen distalen Zone ein. Es verhalten sich vielmehr die beiden Abschnitte gleich.



## EXPERIMENTELLER TEIL

Wie schon in der allgemeinen Einleitung erwähnt wurde, gliedert sich eine Untersuchung des Problems von Jugend- und Adultkleid in zwei grosse Abschnitte. Sie sind wohl durch die Fragestellung eng miteinander verbunden, werden aber durch die anzuwendenden Methoden voneinander getrennt. In einem Falle werden morphologisch, rein deskriptiv, die Unterschiede der einzelnen Strukturen und Teile juveniler und adulter Federn untersucht und beschrieben. Im andern Falle hingegen wird das Gewicht der Untersuchungen auf die entwicklungsphysiologische, experimentelle Seite gelegt. Aus den Ergebnissen der morphologischen Untersuchungen ist bekannt:

1. Das Juvenil- und Adultgefieder unterscheiden sich voneinander sowohl in der Struktur als auch in der Pigmentierung.
2. Die Adultfeder kann als eine, mit neuen formalen Gebilden versehene höhere Formstufe der juvenilen angesehen werden.

Betrachtet man aber neben den Endzuständen, d.h. den fertig gebildeten juvenilen und adulten Federn, auch das Gewebe, durch das diese gebildet werden, so lässt sich feststellen, dass dasselbe Gewebe zwei verschiedene, zeitlich aber hintereinander liegende Determinationen zeigt. Es muss also zwischen der Juvenilfeder mit der Juvenil- und der Adultfeder mit der Adultdetermination unterschieden werden. Das zweite Ergebnis des morphologischen Teils zeigt, dass in der ersten, juvenilen Phase die Determination noch keine abgeschlossene, in der zweiten, adulten hingegen, eine abgeschlossene ist. Mit dieser Gegenüberstellung der nicht abgeschlossenen Juvenil- und der abgeschlossenen Adultdetermination wird der ganze Fragenkomplex des zweiten, experimentellen Teils umrissen. Genauer präzisiert muss die Grundfrage des dynamischen Abschnittes lauten: Wann tritt die abgeschlossene Adultdetermination auf, und welche Entwicklungs- und Formbildungsmöglichkeiten bestehen für das federbildende Gewebe vor diesem Zeitpunkt, d.h. in dem zwischen den beiden Determinationsphasen liegenden Zeitabschnitt ?

Um das Problem des Juvenil- Adultdimorphismus noch von einer andern Seite zu lösen, wurde die Transplantation von Hautstücken versucht. Schon Nowikow (1935) deutet eine solche Versuchsanordnung an. Diese Versuche gingen von der Erwägung aus, es könnte vielleicht möglich sein, dass die Hypophyse eine gewisse Rolle im Wechsel der Struktur spielt. Wenn nun ein Hautstück eines frischgeschlüpften Tieres auf ein adultes verpflanzt wird, so würde es auf diese Weise dem adulten innersekretorischen Kreislauf unterworfen sein. Deshalb wurde versucht, ca. 4-6 cm<sup>2</sup> grosse Hautstücke, meist Brustpartie, von 1-2 tägigen Amseln auf einjährige gleich- und gegengeschlechtliche Amseln zu transplantieren. Die Implantate wurden sowohl geklammert als auch genäht, und gegen das Austrocknen wurde die ganze Partie mit Ringerlösung feucht gehalten, oder auch mit Silberfolien nach Angabe von Dr. PFAB bedeckt. Trotz all dieser Vorsichtsmassnahmen gelang aber keine der Transplantationen. Es scheint, dass der zu grosse Altersunterschied diese Versuche verunmöglicht. Die Tiere wurden nach der Operation in einem dunklen und geheizten Raum gehalten, um so ihre Bewegung zu verhindern, damit dadurch der Regenerationsprozess nicht gestört werde. Doch nahmen die Vögel in der Dunkelheit kein Futter. So mussten sie notgedrungen wieder ans Licht gebracht werden und damit aber begann wieder die Aktivität. Diese beiden Faktoren bewirkten, dass die implantierten Hautstücke vom 3. Tage an nekrotisierten, und am 10. Tage vollständig ausgetrocknet, abgestossen wurden.

Entsprechende Versuche an Wellensittichen und Spatzen verliefen mit dem gleichen Misserfolg.

#### RUPFVERSUCHE.

Bei Vögeln mit einem Jugendkleid tritt nach einer bestimmten Zeit eine sogenannte Juvenilmauser auf. Der Zeitpunkt kann sehr verschieden liegen, so dass bei den einen der Ersatz des Jugendkleides schon nach wenigen Wochen, bei den andern erst nach Monaten oder Jahren stattgefunden hat. Dazu kommt ferner noch, dass entweder alle Federn auf einmal oder die verschiedenen Körperpartien einzeln nacheinander ersetzt werden. Bei manchen Vögeln gehen verschiedene Jugendkleider dem endgültigen Adult-

kleid voraus. So erscheint der Wechsel von der Juvenil- zur Adultform ein sehr komplizierter Vorgang, bei dem in einem Falle das Adultgefieder schon nach dem ersten Jahre vollständig ist, während im andern erst nach mehreren Jahren. Es sei hier nur erwähnt, dass bei den grossen Raubvögeln 3 Jahre, bei einzelnen Möven ebenfalls 3 und beim Seeadler *Haliaetus albicilla* als Maximum 4 Jahre verstreichen, bis keine juvenilen Federn mehr vorhanden sind. Allen diesen Möglichkeiten aber sind zwei Punkte gemeinsam: der Wechsel kann nur durch eine Mauser erfolgen und zweitens ist nirgends eine Dauermauser festzustellen. Die Federfollikel schalten vielmehr nach der Fertigstellung einer Federgeneration eine Ruheperiode von verschieden langer Dauer ein, bis durch sie wieder eine neue Feder gebildet und die alte ausgestossen wird.

Bei den beiden zur Hauptuntersuchung herangezogenen Formen, der Amsel und dem Star, wird nach circa 4 Monaten das gesamte Juvenilkleid mit Ausnahme der Schwingen durch das Adultkleid ersetzt.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die neuen Federn erst zu diesem Zeitpunkt in ihrer Ausbildung determiniert sind. Es kann ja ebensogut möglich sein, dass dies schon früher eingetreten war, aber nicht zum Ausdruck kommen konnte, weil vorher keine natürliche Mauser stattgefunden hatte. Mit einer geeigneten Versuchsmethode muss versucht werden, diesen einzigen Uebergang in mehrere Stufen zu zerlegen, um festzustellen, ob dieser Wechsel ein allmählicher, unter Bildung von sogenannten Umschlagsfedern, oder ein direkter und totaler ist. Damit wird auch die Frage der Determination von Struktur und Pigmentierung geklärt.

Während sich diese Fragen nur auf die Einzelfeder beziehen, soll ferner die Entwicklung aller innerhalb eines Körperbezirkes vorhandenen Federn untersucht werden. Als letzter Punkt ist das Verhalten der verschiedenen Bezirke zueinander zu prüfen. All diese Fragen können durch ein einfaches Verfahren gelöst werden, indem man künstlich den Wechsel der Federn auf einen früheren Zeitpunkt verlegt. Dies kann auf zweierlei Art geschehen. Wie aus der Literatur bekannt ist, kann durch Injektion von Thyroxin eine künstliche Mauser erzeugt werden. Doch sind die Ergebnisse der einzelnen Arbeiten oft sehr verschieden, da die injizierte Menge bei manchen Versuchen toxische Wirkungen zeigten und Deformationen an den Federn hervorriefen. Dazu kommt ferner



noch der gesteigerte Stoffwechsel, der bei den ersten Postembryonalstadien eine verstärkte Wirkung ausüben dürfte.

Es wurde aus den genannten Gründen die zweite Möglichkeit benützt, indem die Federn zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Entwicklungsstadien gerupft wurden.

Alle Arbeiten, die mir über das Problem der Juvenilmauser bekannt sind, behandeln deren Verlauf im natürlichen Zustande. Nur KUHN (1932) befasst sich experimentell in seiner Arbeit über „Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder“ mit der Bildung des Adultkleides. Durch das Rupfen der Juvenilfedern bei verschiedenen Taubenrassen und rebhuhnfarbenen Hähnen zu verschiedenen Zeiten erhielt er die Möglichkeit, die Entstehung des adulten Federkleides in einzelne Stufen zu zerlegen und die adulten Federn viel früher als im Normalfall zu erzeugen. Bei der genaueren Durchsicht dieser Arbeit zeigen sich einige Unklarheiten, die wohl durch die Wahl der Versuchstiere bedingt sind. Es war deshalb von Interesse, zur Ergänzung und zur Erweiterung der bestehenden Angaben bei andern Vogelarten nochmals Rupfversuche durchzuführen.

#### *Material.*

Zu den Untersuchungen wurden die gleichen Tiere verwendet wie im morphologischen Teil. Dazu wurde ein Vertreter aus der Ordnung der Psittaci, der Wellensittich (*Melopsittacus undulatus* Shaw), in der grünen und blauen Varietät herangezogen. Bei der blauen Spielart handelt es sich nur um eine Farbmutation der normalen grünen Federfarbe, die aber nicht durch den Zustand der Domestikation bedingt ist. Während die grüne Farbe durch das Zusammenwirken von drei Komponenten, dem Lipochrom, der Blaustruktur der Ramuszellen und der Pigmenteinlagerung zustande kommt, ist bei der blauen Varietät die Bildung des Lipochroms unterdrückt. Obwohl der Wellensittich eine domestizierte Form ist, konnte ich bei keinem der zu den Versuchen herangezogenen Tiere irgendwelche Anomalien in der Federentwicklung feststellen. Star und Amsel mit einer Brutzeitdauer von 13–14 Tagen unterscheiden sich vom Wellensittich, der 18 Tage brütet. Alle drei gehören in die Gruppe der Nesthocker und die Nestlinge sind am Schlüpftag vollkommen nackt. Dies ist die Folge des



Einsenkungsprozesses, der in den letzten Embryonaltagen vor dem Schlupfmoment stattfindet. Während die Nestlingszeit für die Amsel 14 und für den Star 20 resp. 15 Tage beträgt, ist diejenige des Wellensittichs bedeutend länger, nämlich 30—35 Tage. Mit dem Moment des Ausfliegens ist das gesamte Kleingefieder vollständig ausgebildet und das Wachstum der Schwingen verlangsamt. Die verschiedene Nestlingszeit drückt sich in der zeitlichen Entstehung des Juvenilgefieders sehr deutlich aus. Bei Amsel und Star erscheinen am 3.—4. Tag die ersten schwachen Spitzen der Schwingen, am 4.—5. Tage beginnen sich in der Haut die versenkten Anlagen des Kleingefieders deutlich durch ihre Pigmentierung abzuzeichnen und am 5.—6. Tag sind überall die durchgestossenen Federscheiden zu sehen, die sich von Tag zu Tag durch ihr Wachstum rasch vergrössern. Beim Wellensittich erscheint das Kleingefieder erst viel später.

#### *Methode.*

Wie schon in der Einleitung erwähnt, wurden, um die Entwicklung des Adultgefieders verfolgen zu können, die Tiere zu einem möglichst frühen Zeitpunkt gerupft. Am 5.—6. Tage waren die Federn von Amsel und Star soweit durchgestossen, dass sie mit einer feinen Pincette ausgezogen werden konnten. Zu diesem Zeitpunkt aber gelingt die Aufzucht ausserhalb des Nestes nur sehr schwer. Kontrollversuche wurden ausgeführt und es zeigte sich, dass mit Anomalien im Wachstum der Federn zu rechnen war. Aus diesem Grunde wurden die Tiere im Nest gelassen, um somit die Garantie für eine normale Entwicklung zu erhalten. Erst ab 12. Tag wurden die Tiere künstlich aufgezogen. Da die Federn im Rupfmoment gerade am Anfang ihrer Entwicklung standen, waren sie stark durchblutet und ihr Flüssigkeitsgehalt sehr gross. Es traten zu diesem frühen Zeitpunkt durch die Rupfungen, auch wenn sie noch so vorsichtig durchgeführt wurden, oft Blutungen ein, die durch das Verletzen der zu den Federpapillen führenden Blutgefässen zustande kamen. Das federbildende Gewebe selbst wurde oft auch in Mitleidenschaft gezogen. Diese Schädigungen zeigten sich an den regenerierenden Federn, indem viele Federspitzen eine graubraune Farbe zeigten. Die häufigsten und deutlichsten Fälle fand ich bei den Federn der unteren Brust- und Bauch-

partie, während bei den übrigen Zonen die Defekte weniger zahlreich und nicht so ausgeprägt waren. Es wurden nun täglich bei verschiedenen Tieren einzelne Federn oder ganze Bezirke gerupft. Für die Untersuchungen kamen die Brust, Schulter, Flügeldecken, Stirn, Scheitel, vorderer und hinterer Rücken in Betracht. Beim Wellensittich beschränkte ich mich auf Stirn, Scheitel und vorderen Rücken. Die Rupfungen konnten bei dieser Art am 18. Postembryonaltag begonnen werden.

### *Beschreibung der Versuche.*

Im ersten Teil dieser Arbeit wurden die Strukturunterschiede von Juvenil- und Adultfedern untersucht. Ich kann mich deshalb darüber kurz fassen und auf die früheren Ergebnisse hinweisen. Die verschiedene Melaninverteilung und die daraus resultierenden Farbnuancen wurden ebenfalls beschrieben. Es soll hier hingegen eine kurze Charakteristik der Federn der verschiedenen untersuchten Gebiete in Bezug auf ihre Pigmentierung als Ganzes, das heisst die Zeichnung der Einzelfeder, gegeben werden. Es sei vorausgeschickt, dass die Amsel in die Gruppe der Vögel einge-reiht werden kann, bei denen nur zwischen dem Jugendkleid und dem weiblichen Adultkleid hinsichtlich der Pigmentierung eine gewisse Ähnlichkeit besteht. Beide zeigen, wohl in verschiedenen Nuancen, braun als Grundton. Demgegenüber ist das männliche Adultkleid in seiner vollkommen schwarzen Färbung von den beiden andern verschieden.

*Amsel:* Stirn-Scheitel: Die juvenilen Federn dieser Zone sind dunkelbraun gefärbt mit einer hellbraunen Partie in der oberen Federhälfte. Dieses hellere Gebiet umfasst den Schaft und die basalen Proximal- und Distalradien der in diesem Gebiet dem Schaft entspringenden Rami. Die Tatsache, dass zwei verschiedene gegeneinander aber streng abgegrenzte Färbungen vorhanden sind, lässt es zu, von einer gezeichneten Feder zu schreiben. Im Gegensatz dazu ist die Adultfeder beim Weibchen dunkelbraun gefärbt. Beim Männchen ist die Feder, wie oben erwähnt, vollkommen schwarz. Schulter, Flügeldecken, vorderer Rücken: Auch sie zeigen juvenil die gleiche Pigmentierung wie sie für die Stirn-Scheitelpartie geschildert wurde. Die Zeichnung ist entsprechend

der längeren Feder vergrößert und breiter. Die adulten Federn dieser Bezirke sind artspezifisch weiblich dunkelbraun, männlich schwarz gefärbt (Fig. 40).

Hinterer Rücken: In der hinteren Rückenpartie ist die hellbraune Zeichnung nicht mehr oder nur ganz schwach zu sehen. Die



FIG. 40.

Amsel, vorderer Rücken. *a* juvenil, *b* adult.

juvenile Feder ist einfarbig dunkelbraun, das gleiche gilt auch für weiblich adult, während männlich adult schwarz ist.

Brust: Im Gegensatz zu den bis jetzt beschriebenen dorsalen Körperregionen stehen in ihrer Pigmentierung die Federn der Brustpartie. Während der Grundton der Färbung bei den dorsalen Regionen dunkelbraun ist, tritt hier das Hellbraun auf. Es entspricht in seiner Farbe der Zeichnung in der Stirnfeder. Die Brustfedern sind nicht einheitlich gefärbt, sondern zeigen ebenfalls eine ganz bestimmte Verteilung von zwei verschiedenen Farben. Es lassen sich an einer solchen Feder drei Zonen unterscheiden: die hellgraue Dunenzone, die hellbraune Fahnenzone und die schwarze Federspitze. Da die Aufteilung bei allen Federn gleich ist, kann



auch hier von einer gezeichneten Feder geredet werden. Die Zeichnung hingegen ist anders angeordnet wie dorsal. Besonders der distale schwarze Randsaum zeigt sich, wenn auch in abgeänderter Form, als sehr bestimmtes und konstantes Merkmal. Dies geht sehr deutlich aus den Rupfversuchen hervor. Die adulte Brustfeder beim Männchen ist schwarz. Beim Weibchen hingegen lässt sich am noch nicht abgenützten Gefieder in der oberen Brustpartie eine Zeichnung durch schwarzes Pigment beobachten, die aber später nur noch ganz undeutlich vorhanden ist. Die übrigen Federn sind alle rein dunkelbraun gefärbt (Fig. 41, *a*, *d*).

Fasst man die Verhältnisse der Federn verschiedener Körperregionen in einer Übersicht zusammen, so kommt man für die Amsel zu folgendem Schema:

Region	Grundfärbung			Zeichnung	
	juvenil	♂ adult	♀	juvenil	adult
Stirn	dunkelbraun	schwarz	dunkelbraun	median	
Schulter vorderer Rücken, Flügeldecken	dunkelbraun	schwarz	dunkelbraun	median	
Hinterer Rücken	dunkelbraun	schwarz	dunkelbraun		
Obere Brust	hellbraun	schwarz	dunkelbraun	schwarz distal	schwarz distal median
Untere Brust	hellbraun	schwarz	dunkelbraun	schwarz distal	

*Star*: Die Federn von Kopf, Rücken und Schulter sind im juvenilen Zustande einheitlich graubraun, im adulten schwarz gefärbt. Dazu kommt im Zusammenhang mit gesteigerter Pigmenteinlagerung noch die Schillerstruktur. Ein weiterer Unterschied gegenüber juvenil zeigt sich in der Federspitze. Das distale Ende einer adulten Feder ist vollkommen anders pigmentiert und strukturiert. Während juvenil die Feder an ihrem distalen Ende rund ausläuft, ist sie adult spitz oder lanzettförmig gestaltet. Wie



schon eingangs erwähnt, ist die Feder des Jugendkleides einfarbig. Adult hingegen zeigt die Federspitze eine andere Färbung als der übrige Teil, indem sie bei den dorsalen Körperbezirken dunkelbraun gefärbt ist.

In der Brustpartie lassen sich juvenil zwei verschieden gefärbte Federn unterscheiden; die einen (Fig. 42 a) sind grau, während bei den andern das Grau ziemlich ausgeschaltet und durch Grauweiss ersetzt wird. Diese letzteren Federn stehen am Rande der Brustpartie und besonders in der Bauchgegend. Im adulten Zustande sind die Federn der Ventralseite gleich wie diejenigen der Dorsalseite, also auch schwarz und mit Schillerstruktur. Der einzige Unterschied besteht in der Farbe der Federspitze, die bei den Brustfedern weiss ist (Fig. 42 c). Über ihre Struktur sind die Angaben im morphologischen Teil dieser Arbeit zu finden. Durch die regelmässige Anordnung der braunen Federspitzen auf der Dorsalseite und der weissen auf der Ventralseite entsteht das Tropfenmuster. Wie aus den Angaben über die Pigmentierung ersichtlich wird, ist das Jugendkleid des Stars einfarbig und nicht gezeichnet, während erst beim Adultkleid eine Zeichnung der Feder auftritt. Es finden sich also bei diesem Versuchstier genau die umgekehrten Verhältnisse wie bei der Amsel.

*Wellensittich:* Bei dieser Art können Alt- und Jungvögel sehr leicht voneinander unterschieden werden, indem man die Federn der Stirn-Scheitelpartie miteinander vergleicht (Fig. 43, a, b). Juvenil ist eine schwarze Bänderung zu sehen, die adult nicht mehr vorhanden ist. Bei der zur Untersuchung herangezogenen grünen Form wechselt immer ein grüngelber Streifen mit einem schwarzen ab. Noch deutlicher wird dies bei der blauen Varietät sichtbar, da dort der Kontrast zwischen den schwarzen und den weissen Bändern noch viel stärker hervorsticht. Im adulten Zustande sind die Stirnfedern hellgelb und bei der andern Form weiss. Bei beiden Spielarten ist die Reduktion des schwarzen Pigments in der adulten Stirnfeder charakteristisch.

Auch bei der zweiten zur Untersuchung herangezogenen Region, der vorderen Rückenpartie, ist der Unterschied zwischen juvenilem und adultem Federkleid makroskopisch sichtbar. Juvenil und adult tritt bei der vorderen Rückenpartie eine Bänderung auf. Doch sind die einzelnen Bänder, im ersten Fall nur undeutlich und

verwaschen, im zweiten aber sehr deutlich und streng, voneinander getrennt (Fig. 44, *a*, *b*). Die Verhältnisse sind am eindrucklichsten zu erkennen, wenn man die juvenile und adulte vordere Rückenpartie als Ganzes miteinander vergleicht.

Beim Wellensittich stehen uns zwei Arten von Federn zur Verfügung, bei denen einerseits eine gefärbte und gezeichnete Jugendform zu einer nicht gezeichneten Adultform, anderseits eine verwaschen gezeichnete juvenile zu einer streng abwechselnd und deutlich gezeichneten adulten wird: in einem Falle Reduktion, im andern Konzentration des Farbstoffes als Zeichen des Altersdimorphismus.

a) *Versuche an der Amsel.* Rupfen der Federn vom 5.—18. Postembryonaltag.

Es wurden bei verschiedenen Tieren einzelne oder viele Federn aus den oben genannten Bezirken successive vom 5.—18. Tage gerupft. Durch diesen gewaltsamen Eingriff wurde das federbildende Gewebe der Papille angeregt, zu aussergewöhnlicher Zeit, d. h. ausserhalb der natürlichen Mauser, eine neue Feder zu bilden. Nach den Untersuchungen von GREITE und der Schule von LARIONOV werden zunächst die durch das Rupfen verletzten Zellen resorbiert; anschliessend beginnt die Bildung der neuen Feder. Dieser Vorgang war äusserlich erst vom 4. Tage an zu beobachten. Am 7. Tage ist der Federkeim so gross geworden, dass die neue Federspitze gerade aus dem Follikel herauszustossen beginnt. Innerhalb eines Bezirkes konnte ich zwischen den einzelnen Federfollikeln keinen Unterschied feststellen. Wohl aber verhielten sich die Bezirke als Ganzes verschieden. Alle Körperpartien zeigten eine Regenerationsfähigkeit mit Ausnahme der Zone der Stirn, des Scheitels und des hinteren Rückens. Bei diesen erscheinen weder zur normalen Zeit noch später neue Federn. Erst im Herbst, zu Beginn der eigentlichen Juvenilmauser, traten hier teilweise wieder neue Federn auf, so dass die Tiere in diesen Bezirken kahl blieben. Aus diesem Grunde fallen diese zwei Regionen für die Untersuchungen weg. Dieser Unterschied der Ergebnisse konnte aber nicht durch die Rupftechnik bedingt sein, da bei allen Versuchen in den verschiedenen Zonen die gleiche Technik angewendet wurde. Es scheint vielmehr eine Möglichkeit für diese Tatsache der reduzierten Regenerationsfähigkeit darin zu liegen,

dass diese zwei Partien direkt auf den Knochen liegen und deshalb kein grosses Untergrgewebe besitzen. Zwei Dinge sind bei den regenerierten Federn sofort sichtbar: der Wechsel in der Struktur und die neue Pigmentierung. Die neuen Federn aller untersuchten Bezirke zeigen nirgends mehr die juvenile Struktur. Überall ist der typische juvenile lockere Bau verschwunden und durch den straffen und kompakten adulten ersetzt. Die Federspitze ist geschwungen und zusammenhängend. Sie zeigt also ebenfalls die adulte Struktur. Auch das Ausmessen der Ramusabstände und der Winkel Ramus-Schaft ergibt die gleichen Zahlenwerte wie bei einer adulten Feder. Vorerst sei nur kurz festgehalten, dass also schon in der zweiten Generation ein Strukturwechsel stattgefunden hat.

In der Pigmentierung ist ebenfalls ein Umschlag eingetreten; doch sind die Verhältnisse nicht so einfach wie bei der Struktur. Es lässt sich deutlich eine Ungleichwertigkeit, einerseits zwischen der dorsalen und ventralen Körperseite, anderseits nur ventral zwischen cephaler und caudaler Region nachweisen. Alle dorsalen Partien, also Rücken, Schulter und Flügeldecken mit ihrer medianen Zeichnung in der juvenilen Feder zeigen schon in dieser ersten Rumpfperiode die adulte Pigmentierung. Die Zeichnung ist verschwunden und die Federn weisen die geschlechtsspezifische adulte Färbung auf. Somit erfolgte der Umschlag von juveniler zu adulter Pigmentierung dorsal in einer Stufe.

Im Gegensatz stehen die Verhältnisse bei der Ventralseite. Die Federn der Brustpartie regenerierten wohl in adulter Struktur, nicht aber in adulter Pigmentierung. Sie stellen vielmehr in ihrer Färbung eine Übergangsstufe zwischen den beiden Extremen dar. KUHN bezeichnet Federn solcher Art als Umschlagsfedern. Mit diesem Wort ist deren Stellung genau definiert und ich verwende diesen Ausdruck ebenfalls für die in der Folge zu beschreibenden Federn der Brustregion. Die Farbe der juvenilen Brustfeder ist ein sehr helles Braun und an der Federspitze tritt ein schwarzer Randsaum auf. Die Färbung der Umschlagsfedern zeigt eine gewisse Abhängigkeit vom Zeitpunkt des Rupfens. Wird die Feder am 5.-6. Tage ausgezogen, so weist die nachgewachsene, adult strukturierte eine etwas dunklere braune Farbe auf wie bei juvenil. Der schwarze Saum an der Spitze hat sich gegen die Mitte hin konzentriert und reicht tiefer in die Fahnenfläche (Fig. 41 b). Bei den in den folgenden



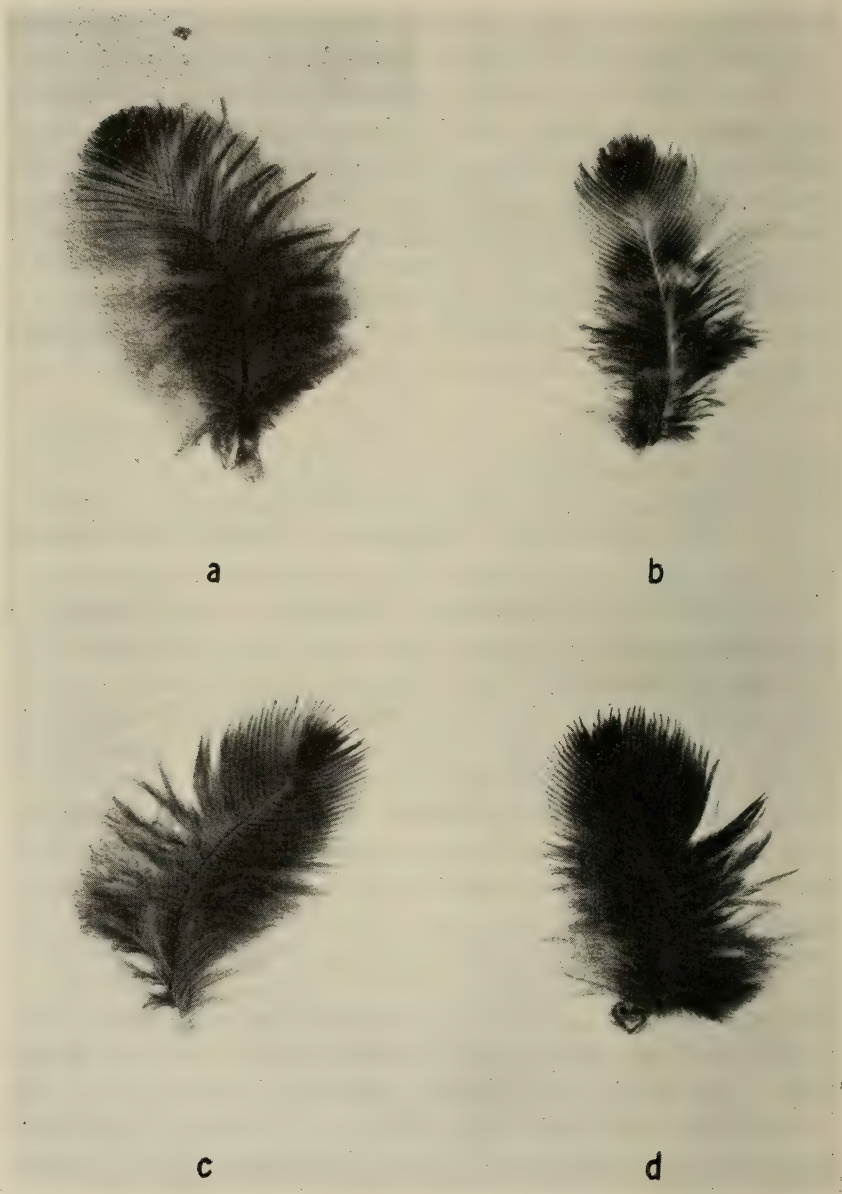


FIG. 41.

Amsel, Brust. *a* juvenil, *b* und *c* Übergang I/II, *d* adult.



Tagen gerupften Federn tritt zunächst eine Verdunklung um den schwarzen Punkt in der Mitte ein, während die übrige Fläche noch gleich gefärbt ist. Erst ungefähr vom 9.—10. Tage an ändert sich die Pigmentierung. Der schwarze Punkt in der Spitze ist schmaler und länger geworden. Die Mitte der Fahnenfläche zeigt, von der Grenze gegen die Dunenzone her aufsteigend, eine braunschwarze Pigmentierung, während die Peripherie noch dunkelbraun gefärbt ist (Fig. 41 c). Nach dem 10. Tage verschwindet beim männlichen Tier die braune Farbe immer mehr, und an ihre Stelle tritt die schwarze Farbe. Alle Federn, die nach dem 18. Tage gerupft werden, weisen keine Übergänge in der Pigmentierung auf, sondern zeigen eindeutig den für beide Geschlechter spezifischen Alters- und Geschlechtsdimorphismus. Die geschilderten Verhältnisse mit Umschlagsfedern gelten nur für die Brustpartie. Die caudal von ihr gelegenen Federn der Bauchgegend können keine solche Zwischenstufen bilden, sondern erscheinen nach allen Rupfungen sofort in adulter Farbe.

b) *Versuche am Star*. Rupfen vom 6.—9. Postembryontag.

Es wurden beim Star gleich wie bei der Amsel am 6. Tag mit den Rupfungen begonnen. Nun zeigte es sich, dass aber diese erste Serie nur bis zum neunten Tag angesetzt werden durfte. Auch bei dieser Art konstatierte ich in Bezug auf die Regenerationsfähigkeit der einzelnen Bezirke die gleichen Unterschiede wie bei der Amsel. Die Follikel der Stirn und des hinteren Rückens konnten erst wieder zur Zeit der eigentlichen Juvenilmauser teilweise neue Federn bilden. Bei den übrigen Körperpartien regenerierten alle Federn und am 7. Tage nach dem Ausrupfen stiessen die neuen Blutkiele wieder aus der Haut heraus. Die in dieser Zeitspanne vom 6.—9. Postembryontag gerupften Brustfedern erfahren gegenüber der Juvenilfeder nur eine kleine Veränderung der Struktur, eine grössere in der Pigmentierung. Die Federspitze der Umschlagsfeder ist etwas heller, hellweissgrau und zeigt eine der adulten Spitze ähnliche Form (Fig. 42 b). In dieser Ähnlichkeit, nicht Gleichheit, liegt der einzige Strukturwechsel bei dieser zweiten Generation. Darunter proximalwärts folgt eine kleine schwarz gefärbte Zone. Die Radien sind wohl schwarz gefärbt, zeigen aber noch keine Schillerstruktur. Sie sind also den im proximalen Fahnenteil der Adultfeder gelegenen schwarzen Distalradien ohne Schillerstruktur

gleichzusetzen. Weiter basalwärts liegt eine graue Partie wie bei der Juvenilfeder, doch ist die Farbe ein klein wenig dunkler. Dieser Unterschied ist aber nur ganz minim.

Ganz anders verhalten sich die regenerierenden Rückenfedern. Sie zeigen gleich wie bei der Amsel schon in ihrer zweiten Genera-



FIG. 42.

Star, Brust. *a* juvenil, *b* Übergang, *c* adult.

tion den typischen Bau der Adultfeder mit Schillerstruktur und brauner Federspitze.

Alle Federn der Brustpartie, die nach dem 9. Tage gerupft wurden, wuchsen immer in adulter Struktur und Pigmentierung nach. Sie hatten also erst zu diesem Zeitpunkt die gleiche Differenzierungshöhe im Follikel erreicht wie die Dorsalseite schon früher hatte.

*c) Versuche am Wellensittich.* Rupfen am 18. Postembryonaltag.

Im Gegensatz zu den übrigen Versuchen wurde bei dieser Art nur auf die Pigmentierung geachtet. Als Ergebnis der Rupfung von Stirn und vorderem Rücken am 18. Tage zeigte sich, dass die Federn in adulter Pigmentierung regenerierten. In der Regenerationsfähigkeit zeigte sich aber ein Unterschied gegenüber den

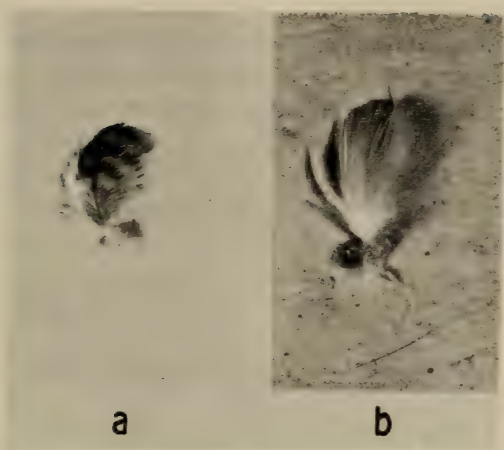


FIG. 43.  
Wellensittich, Stirn. *a* juvenil, *b* adult.



FIG. 44.  
Wellensittich, Flügeldecken. *a* juvenil, *b* adult.

andern Arten, indem hier auch die Federn der Stirn sofort regenerierten. Die Bänderung der juvenilen Stirnfeder ist verschwunden, und es ist schon in der 2. Generation die einfarbige adulte Feder vorhanden. Auch bei der Rückenpartie tritt die adulte Feder auf. Das Pigment ist auf einzelne deutliche Streifen konzentriert und die verwaschene Bänderung ist nicht mehr zu sehen. Es finden sich also beim Wellensittich die gleichen Verhältnisse vor wie beim Star und bei der Amsel.

## DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Im vergleichend - morphologischen und experimentellen Teil wurden die Untersuchungen und die Resultate diskussionslos angegeben, während das zentrale Problem nirgends erörtert wurde. Es soll nun zum Abschluss versucht werden, die einzelnen Mosaikstücke zu einem Ganzen zusammenzufassen.

Die Vogelfeder ist eines der kompliziertesten Hautgebilde und man kann von ihr beinahe wie von einem Organ reden. Entsprechend eignet sie sich als „Testorgan“, das über die verborgenen Faktoren, sowohl über Aktions- wie Reaktionssysteme, Auskunft gibt. Bei diesen Arbeiten, genetischer und entwicklungsgeschichtlicher Art, wird die Feder fast immer im Hinblick auf die Adultfeder, d. h. den Adultzustand, betrachtet. Um aber die volle Komplikation des Problems des Federkleides genau erfassen zu können, muss zuerst das Aufeinanderfolgen verschiedener Federarten, d. h. der Juvenil- und Adultfeder, in einem Follikel untersucht werden.

Am Grunde der als Federfollikel bezeichneten epidermalen Einsenkung befindet sich ein während der ganzen Lebensdauer embryonal bleibendes Gewebe: es ist das aus Federpapille und Matrix des Follikelgrundes bestehende Federblastem. Durch dieses Bildungsgewebe werden in rhythmischen Abständen immer wieder neue Federn erzeugt. Bei der näheren Untersuchung aber zeigt es sich, dass die erste Feder in ihrer Ausbildung von den folgenden sehr oft auffällig verschieden ist und man deshalb von mehreren Federfolgen reden kann. In unserem Falle stehen sich die Juvenil- und die im geschlechtsreifen Zustand vorhandene Adultfeder



gegenüber. Diese verschiedene Ausbildung der beiden Generationen weist auf einen komplizierteren Determinationsprozess innerhalb des federbildenden Gewebes hin und beweist, dass das Federblastem also nicht vom Anfang seines Bestehens an auf seine adulten Leistungen hin fixiert ist. Entsprechend den 2 Federfolgen mit ihren speziellen Formen müssen wir 2 Determinationsvorgänge annehmen. In der ersten Stufe, der Juvenildetermination, liefert das federbildende Gewebe sein erstes Produkt, die Juvenilfeder mit ihren typischen juvenilen Merkmalen : z. B. bei Amsel und Star ein durch grosse Ramus- und Radianabstände bedingter lockerer Federbau, breite und offene Form der Federspitze, einfacher Bau der Radian, Verteilung und Grösse des Pigments usw.; beim Wellensittich tritt als juveniles Merkmal der Feder die verwaschene Zeichnung auf. In der späteren, von der ersten durch eine Ruhephase getrennten Stufe der Adultdetermination, entsteht die Adultfeder. Auch für sie seien einige typischen Merkmale angeführt, so z. B.: die festgefügte, geschlechtsspezifisch gefärbte Feder der Amsel, die gezeichnete, mit Schillerradian versehene Feder des Stars, die Reduktion und Konzentration des Melanins in den Federn des Wellensittichs usw. Nachdem nun die einzelnen Stufen in der Determination des federbildenden Gewebes dargestellt wurden, erhebt sich die Frage nach dem Zeitpunkt, in dem diese Determinationen erstmals auftreten. Aus dem normalen Ablauf des Federwechsels heraus kann auf diese Frage keine eindeutige Antwort gegeben werden. Es wurde deshalb durch Rupfungen von Federn verschiedener Regionen versucht, den zwischen der Juvenil- und Adultdetermination liegenden Zeitabschnitt mit der Ruhephase des Federblastems, in kleine Abschnitte zu zerlegen, ihn gleichsam zeitlich „abzutasten“, um eine detaillierte Zeitfolge zu erhalten. Mit Ausnahme der Stirn-Scheitelpartie und des hinteren Rückens zeigten alle Federpapillen eine Regenerationsfähigkeit und traten daher viel früher als normalerweise in eine neue Funktionsphase ein.

Es kann also die Ruhephase des Federblastems in einzelnen Körperbezirken zu jeder beliebigen Zeit unterbrochen werden. Wie eigene Untersuchungen gezeigt haben, besitzt aber das federbildende Gewebe eines Follikels nicht die Möglichkeit, eine unbeschränkte Anzahl von Federgenerationen zu erzeugen. Es unterbleibt vielmehr nach dem Entfernen der 3. Generation die weitere

Federneubildung. Aus den Rupfversuchen ergab sich ferner die Tatsache, dass die Bildung einer neuen Feder nicht an die fertige Ausbildung der vorangehenden Generation gebunden ist.

Bei der Amsel erscheint die neue, experimentell viel früher provozierte Feder in allen regenerierenden Bezirken in der adulten Struktur, im Gegensatz zum Star, bei dem sich nur die Federn der Dorsalseite in dieser Weise verhalten. Die Sonderstellung der

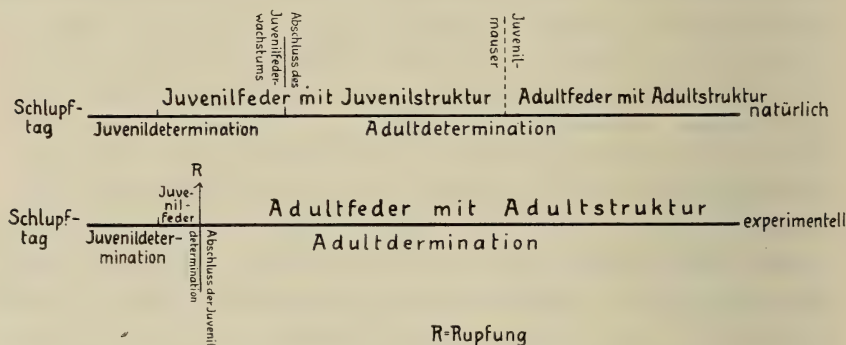


FIG. 45.

Determinationsverhältnisse der juvenilen und adulten Federstruktur der Amsel.

Ventralseite wird später bei der Pigmentierung behandelt. Die Adultdetermination ist also hinsichtlich der Struktur eine totale und es spielt dabei weder das Alter des Tieres, noch der Entwicklungszustand der ersten Federgeneration, d. h. der Juvenilfeder, eine Rolle. Vielmehr ist sie von der Federgeneration abhängig. In Figur 45 wurde versucht, die Determinationsverhältnisse der Struktur einer Konturfeder im Laufe ihrer Ontogenese schematisch darzustellen. Beim Beginn der Juvenilfederbildung muss das Federblastem eine noch nicht abgeschlossene Differenzierung, die Juvenildetermination, zeigen und diese erste Feder nach dem ersten Anlagenmuster bilden. Durch das Rupfen dieser Generation wird die erste Funktionsphase abgebrochen und die zweite eingeleitet. Da die neue Feder in adulten Struktur gebildet wird, muss also gleichzeitig mit der zweiten Aktivitätsphase des Federblastems die Juvenildetermination von der Adultdetermination abgelöst worden sein. Aus Figur 45 geht deutlich hervor, dass diese höhere Determinationsstufe schon sehr früh

vorhanden ist. Sie kann aber nicht zur Wirkung gelangen, da das Federblastem während einer Federneubildung konstant ist. Die vermehrte Federbildung, die experimentell hervorgerufen wurde, zeigt somit, dass kein längerer „Reifungsvorgang“ des Federblastems vorhanden ist, wie man dies aus dem normalen Federbildungsrythmus erwarten könnte.

Ein Vergleich mit Vögeln, die neben dem Jugend- und Adultkleid noch mehrere verschieden strukturierte Zwischenkleider bilden, d. h. keinen totalen, sondern einen graduellen Determinationsvorgang besitzen, ist noch nicht möglich, da dort noch keine Versuche zur Bildung von Extrafedergenerationen durch Rupfen gemacht wurden. Es kann aber dennoch gesagt werden, dass in struktureller Hinsicht bei der Amsel und beim Star (nur die Dorsalseite) nicht die gleichen Verhältnisse vorhanden sind, da trotz experimentell vorverlegter Juvenilmauser keinerlei Zwischenkleider auftreten.

Nicht nur in der Struktur, sondern auch in der Färbung der Adultfeder gegenüber der Juvenilfeder tritt ein Wechsel auf. Die Adultdeterminationsver-

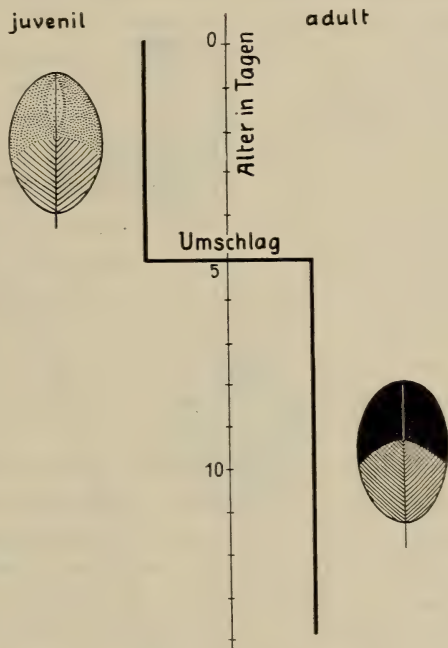


FIG. 46.

Schema für die prinzipielle Adultdetermination der Pigmentierung bei den Federn der Körperoberseite.

hältnisse der Pigmentierung sind nicht so einfach wie diejenige der Struktur. Ganz allgemein lässt sich zwar sagen, dass auch hier ein umfassender Determinationsvorgang vorliegt, denn die Pigmentierung der regenerierenden Federn ist von derjenigen der Juvenile Federn verschieden. Es muss aber gleich einschränkend hinzugefügt werden, dass die Determination durch das verschiedene Verhalten der Dorsal- und Ventralseite des Körpers zwei



Modifikationen aufweist. Während bei den dorsalen Körperbezirken aller untersuchten Formen die adulte Pigmentierung immer schon in der zweiten Generation zu sehen ist (Fig. 46), die Pigmentierung somit gleich wie die Struktur eine Generationsabhängigkeit aufweist, können in den ventralen Körperbezirken Umschlagsfedern erzeugt werden. Es muss also in diesem Abschnitt des Körpers eine graduelle Determination angenommen werden.

Wie aus Figur 47 zu ersehen ist, besteht hinsichtlich der Pigmentierung die Möglichkeit, während einer gewissen Zeitdauer (bei der Amsel ist sie länger als beim Star) experimentell ein anders gefärbtes Zwischenkleid zu erzeugen. In diesem Falle ist eine Abhängigkeit vom Alter des Tieres und nicht direkt von der Federgeneration anzunehmen. Dies kann aber im Verlauf der normalen Federerneuerung durch die Mauser nicht zum Vorschein kommen, da zu diesem späten Zeitpunkt die graduelle Adultdetermination der Pigmentierung längst in der Endstufe steht. Wie oben schon erwähnt, zeigen alle dorsalen Partien, also Rücken, Schulter, Flügeldecken einen frühen Pigmentierungsumschlag, die ventrale Körperseite, also die Brustzone, hingegen einen späten. Innerhalb dieser letzteren ist aber ein Unterschied zwischen cephal und caudal zu bemerken, indem die Bauchfedern keine Umschlagsfedern zu bilden vermögen.

Schon im Jugendkleid unterscheidet sich bei der Amsel und beim Star die dunklere Körperoberseite von der helleren Unterseite. Die Tatsache, dass in der Dorsalseite oft eine Verdunklung eintritt, ist nicht nur von der Amsel, sondern auch von vielen andern Arten bekannt. In diesem Zusammenhange ist es nun interessant, die verschiedenen Federn hinsichtlich ihrer Zeichnung anzusehen. Mit dem Auftreten der Adultdetermination ist oft auch ein Wechsel in der Zeichnung festzustellen, dergestalt, dass an die Stelle einer gezeichneten Feder eine einfarbige tritt. Es kann aber auch der umgekehrte Fall eintreten und drittens kann eine gezeichnete Juvenilfeder und eine ebenfalls gezeichnete Adultfeder vorhanden sein. Da alle diese Möglichkeiten bei den zu den Untersuchungen herangezogenen Arten vorhanden sind, dürfte es nicht uninteressant sein, die verschiedenen Kombinationen nebeneinander zu stellen und deren Schnelligkeit des Umschlags, d. h. prinzipielle oder graduelle Adultdetermination zu vergleichen.

Aus dieser Zusammenstellung geht deutlich hervor, dass die



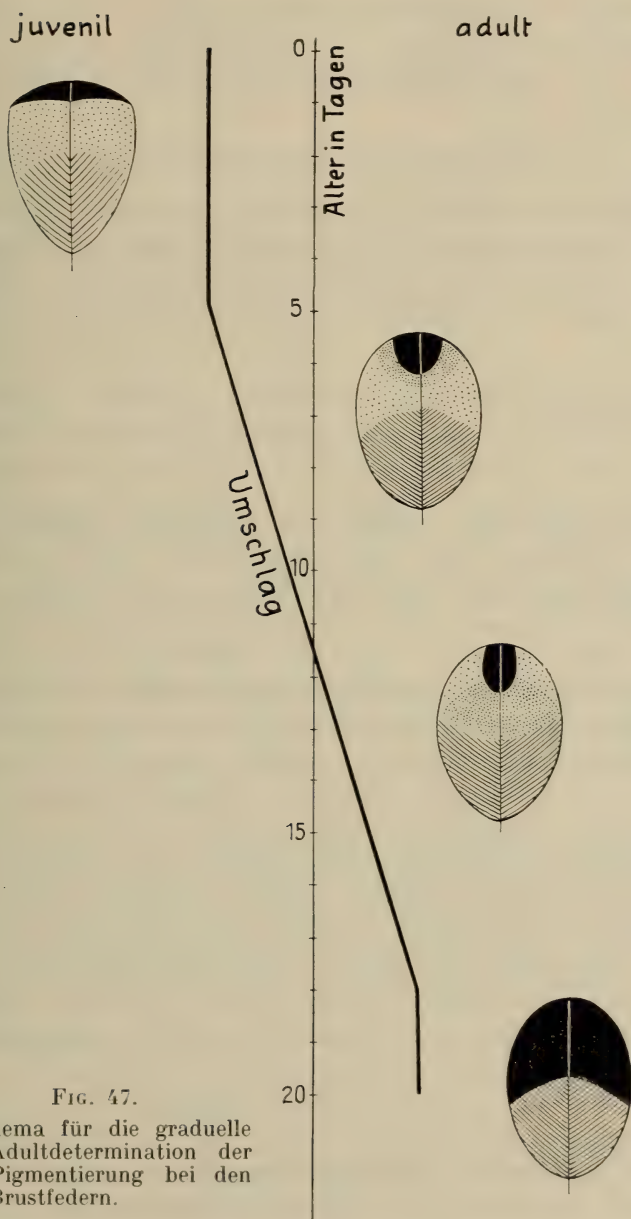


FIG. 47.

Schema für die graduelle  
Adultdetermination der  
Pigmentierung bei den  
Brustfedern.

Umschlagsgeschwindigkeit im Zusammenhang mit der Körper-  
region steht. Es besteht also die Möglichkeit, dass der Wechsel,

Art	Körperregion	Zeichnung		Umschlag
		juvenil	adult	
Amsel	vord. Rück.	gezeichnet	einfarbig	schnell
	Brust ♂	gezeichnet	einfarbig	langsam
	Brust ♀	gezeichnet	gezeichnet	langsam
Star	vord. Rück.	einfarbig	gezeichnet	schnell
	Brust	einfarbig	gezeichnet	langsam
Wellensittich	Stirn	gezeichnet	einfarbig	schnell
	vord. Rück.	gezeichnet	gezeichnet	schnell

z. B. von gezeichneter Juvenil- zu einfarbiger Adultfeder, je nach dem Körperbezirk, aus dem die betreffende Feder stammt, das eine Mal schnell, das andere Mal langsam vor sich geht. Dasselbe kann auch von den andern Kombinationen gesagt werden.

Als letzte Tatsache zeigen die Ergebnisse über die Pigmentierung, dass sich die einzelnen Follikel innerhalb eines bestimmten Bezirkes gleich verhalten, während aber zwischen den einzelnen als Ganzes keine Übereinstimmung vorhanden sein muss. Es beweist diese Angabe, dass die Adultdetermination bezirkspezifisch ist. Genau das entgegengesetzte Resultat erhielt KUHN bei seinen Rupfversuchen an verschiedenen Taubenrassen. Wenn gleich auch dieser Unterschied vielleicht als Folge einer Degeneration bei der domestizierten Form angesehen werden könnte, so zeigen aber doch diese beiden Ergebnisse, dass die Möglichkeit von verschiedenen Ausführungen besteht und gerade in Problemen über das Federkleid eine Generalisierung nicht ratsam, wenn nicht gar unzulässig ist.

## ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde der Unterschied von Jugend- und Adultkleid an Konturfedern von Amsel und Star unter vergleichend morphologischen und physiologischen Gesichtspunkten

untersucht. Die Juvenilfeder stellt die niedrige, die Adultfeder die höher entwickelte Formstufe der vom federbildenden Gewebe im Laufe des Daseins erzeugten Federgenerationen dar.

*A. Ergebnisse des vergleichend morphologischen Teils:*

1. Ramus: Als niedrige Merkmale der Juvenilfeder gegenüber einer Adultfeder müssen gelten: die einfache Ramusinsertion, der weite Abstand zwischen den einzelnen Rami, die geringere Anzahl von Radien und der kleinere Abgangswinkel des Ramus vom Schaft.

2. Radien: Die adulten Radien sind im Vergleich zu den juvenilen viel komplizierter gebaut. Bei der Amsel, dem einfacheren Falle, stellen sie eine direkte Weiterentwicklung im Sinne einer Vervollkommnung dar. Beim Star hingegen werden die einzelnen Radien mit dem Auftreten der Schiller- und Weiss-struktur sekundär modifiziert. Die Dunenradien sind juvenil und adult gleich ausgebildet; dasselbe gilt auch von den Spiessradien der Amsel.

3. Wird die flächenmässige Verteilung der Hakenradien im Fahnenteil bei gleichlangen Juvenil- und Adultfedern beobachtet, so zeigt es sich, dass diese Fläche in den juvenilen Konturfedern aller Körperbezirke absolut und relativ kleiner ist.

4. Afterschaft: Es wurden zwei verschiedene Ausbildungsformen des Afterschaftes gefunden. In beiden Fällen ist der Afterschaft der Juvenilfeder strukturell einfacher und trägt auch weniger Radien. Als Besonderheit ist dessen Färbung beim Wellensittich zu erwähnen, welche adult viel intensiver auftritt als juvenil.

5. Pigmentierung: Die Federfarbe ist von der Pigmenteinlagerung in den Radien des Fahnenteils abhängig. In der Juvenilfeder ist das stäbchenförmige Melanin feinkörnig und es zeigt sich eine diffuse Verteilung der geringen Melaninmenge, während das in der Adultfeder in grösserer Quantität vorhandene Melanin grobkörnig und regelmässig eingelagert ist. Beim Star wird das Pigment in der weissen Brustfederspitze vollkommen reduziert, die braune Farbe der Federspitzen auf der Dorsalseite entsteht durch diffuse Melaninverteilung.

### B. *Ergebnisse des experimentellen Teils:*

1. Es kann experimentell, ausserhalb der natürlichen Mauser, die Anzahl der Federgenerationen, die aus einem Follikel hervorgehen, durch rupfen erhöht werden. Dabei ist die Neubildung einer Feder nicht an die vollständige Fertigstellung der vorangehenden Generation gebunden.

2. Der Federfollikel zeigt bei der Bildung der Juvenil- und Adultfeder eine Juvenil- und eine Adultdetermination. Bei der letzteren kann zwischen einer einstufigen, gleichzeitig-totalen-prinzipiellen und einer mehrstufigen-graduellen Form unterschieden werden. Es müssen ferner im Hinblick auf die Struktur und auf die Pigmentierung der Adultfeder zwei verschiedene Komponenten innerhalb der Adultdetermination angenommen werden.

3. Die adulte Federstruktur der Amsel und des Stars (nur Rückenfedern) zeigt eine prinzipielle, zeitlich unabhängige, Determination.

4. Bei der Pigmentierung ist ein dorso-ventraler Unterschied festzustellen. Alle Adultfedern der dorsalen Körperbezirke stehen mit ihrer einstufigen Determination, denjenigen der ventralen Körperseite mit der graduellen, zeitlich abhängigen, Adultdetermination gegenüber.

### LITERATURVERZEICHNIS

- 1935. BELSKY, N. W. *Der Einfluss der Kastration auf den Wachstumsprozess und Wechsel des Gefieders bei Vögeln.* Biol. Z. bl., 55.
- 1927. BLOCH, Br. *Das Pigment.* Handb. d. Haut- und Geschlechtskrankheiten. Bd. 1, Teil 1, Berlin. (Mit umfangreichem Verzeichnis chemischer und medizinischer Literatur.)
- 1915. CHANDLER, A. C. *A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance.* University of California Publ. in Zoology, Vol. 13.
- 1930. DESSELBERGER, H. *Über das Lipochrom der Vogelfeder.* Journ.f. Ornith. LXXVIII. (Mit umfangreichem Literaturverzeichnis.)
- 1927. DOMM, L. V. *New experiments on ovariectomy and the problem of the sex inversion of the fowl.* J. of exper. Zool., 48.
- 1925. ELSÄSSER, T. *Die Struktur schillernder Federn.* Journ. f. Ornith. LXXIII.



1939. FRANK, F. *Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur.* Journ. f. Ornith., 87.
1882. GADOW, H. *On the colour of feathers as affected by their structure.* Proc. Zool. Soc. London.
1923. GÖRNITZ, K. *Versuch einer Klassifikation der häufigsten Federfärbungen.* Journ. f. Ornith. LXXI.
1925. GÖTZ, W. H. J. *Über die Pigmentfarben der Vogelfedern.* Verh. Ornith. Ges. Bayern.
1916. GOODALE, H. D. *Gonadectomy in relation to the secondary sex characters of some domestic birds.* Carnegie Inst. Wash. Publ.
1931. GREITE, W. *Über Bildung und Lagerung der Melanine in der Vogelfeder.* Zool. Anz., 96.
1934. — *Die Strukturbildung der Vogelfeder und ihre Pigmentierung durch Melanine.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 145.
1890. HAECKER, V. *Über die Farben der Vogelfeder.* Arch. mikr. Anat., Bd. 35.
1931. HEMPEL, M. *Die Abhängigkeit der Federstruktur von der Körperregion, untersucht an Xantholaema rubricapilla.* Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 65.
1924. HEINROTH, O. u. M. *Die Vögel Mitteleuropas.* Berlin 1924-28.
1937. KRÄTZIG, H. *Histologische Untersuchungen zur Frage der Struktur- und Farbveränderungen an Federn nach künstlicher (Thyroxin-) Mauser.* Roux Archiv., Bd. 137, Heft 1.
1928. KUHN, O. *Zur Entwicklungsphysiologie der Feder.* Nachr. d. Ges. d. Wissensch. Göttingen, Math. Phys. Klasse.
1933. — *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder.* Roux Archiv., 127.
1904. MASCHA, E. *Über die Schwungfeder.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 77.
1840. NITSCH, Ch. L. *System der Pterylographie.* Halle.
1935. NOWIKOW, B. G. *Die Analyse der sekundären Geschlechtsunterschiede in der Gefiederfärbung bei den Sperlingsvögeln (Passeres).* Biol. Zbl., 55/56.
1918. PÉZARD, A. *Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux.* Bull. Sci. France-Belg., 52.
1948. PORTMANN, A. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere.*
1948. — *Die Tiergestalt.*
1898. PYCRAFT, W. P. *A contribution towards our knowledge of the morphology of the owls I.* Transact. Linnean Soc. of London, Bd. VII.
1923. RENSCH, B. *Über Samt- und Seidenstruktur der Vogelfedern.* Journ. f. Ornith. LXXI.
1925. — *Untersuchungen über die Phylogenese der Schillerstruktur.* Journ. f. Ornith. LXXIII.

1937. SICK, H. *Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder*. Journ. f. Ornith. LXXXV.
1914. SPÖTTEL, W. *Über die Farben der Vogelfedern. II. Die Färbung von Columba livia nebst Beobachtungen über die mechanischen Bauverhältnisse der Vogelfedern*. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie, Bd. 38.
1932. STEINER, H. *Vererbungsstudien am Wellensittich. Melopsittacus undulatus (Shaw). Ein kasuistischer Beitrag zum Domestikationsproblem*. Arch. Klaus-Stiftung, Bd. VII, Heft 1/2.
- 1927-34. STRESEMANN, E. *Aves*. Kükenthal-Krumbach, Handb. d. Zool. VII, 2. Hälfte, Berlin.
1902. STRONG, R. M. *The development of colour in the definitive feather*. Bull. Mus. Comp. Zool., Cambridge (U.S.A.), Vol. XL.
1873. STUDER, Th. *Die Entwicklung der Feder*. Inauguraldissertation, Bern.
1935. VILTER, V. *La formation de la plume et son mécanisme histologique*. XXX<sup>e</sup> Réunion de l'Association des Anatomistes.
-

# La formule chromosomiale du Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* Stal.

par

**H.-A. GUÉNIN et M. SCHERLER**

Avec 19 figures dans le texte.

Des Coléoptères qui ont été cytologiquement étudiés jusqu'à présent, quelques espèces seulement ont montré des chromosomes sexuels multiples, et dans la courte liste qui a pu être établie, quelques-unes d'entre elles figurent sans que l'on soit bien certain du type de digamétie auquel elles appartiennent. Tel est le cas douteux du Doryphore.

STEVENS (1906) donne à ce Chrysomélide la formule chromosomique mâle  $2N = 34 + XY$ . L'**X** correspond à un chromosome métacentrique de grande taille et l'**Y** à un très petit élément presque punctiforme. Au cours de la méiose, les hétérochromosomes s'appariaient, forment un bivalent qui subsiste jusqu'à la maturation, et se séparent à la première division réductionnelle, ce qu'attestent les métaphases de seconde cinèse qui contiennent 17 autosomes et l'**X** ou l'**Y**. Ainsi, pour cet auteur, le *Leptinotarsa decemlineata* ne s'écarte pas, du point de vue qui nous intéresse ici, de la plupart des Coléoptères.

Les conclusions de STEVENS ont été infirmées par WIEMAN en 1910. Ce dernier, après avoir examiné les chromosomes du *Leptinotarsa signaticollis*, qui sont au nombre diploïde de 34 et dont les hétérochromosomes relèvent du schéma  $X_1X_2O$ , reprend l'étude du *L. decemlineata*, remarque, à l'encontre de ce qu'avait observé

STEVENS, que le couple sexuel passe entièrement à l'un des pôles lors de l'anaphase auxocytaire, et admet que les deux *Leptinotarsa* ne diffèrent pas l'un de l'autre quant à leur type de digamétie.

A la suite d'une enquête que l'un de nous poursuit sur l'évolution des chromosomes sexuels multiples chez les Coléoptères (GUÉNIN, 1948, 1949 et 1950), il paraissait de quelque intérêt d'entreprendre de nouvelles recherches cytologiques ayant pour objet cette espèce.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les Doryphores qui furent utilisés pour ce travail provinrent d'un élevage qu'entretiennent les services de la Station fédérale d'essais et de contrôle des semences à Lausanne<sup>1</sup>, ou furent récoltés dans la campagne environnant la ville. Bien que d'origine différente, ils ne révélèrent aucune diversité d'ordre chromosomique.

Tous les Insectes furent disséqués dans une solution aqueuse de NaCl à 70/100, et les gonades, débarrassées des trachées qui les enveloppent, subirent des traitements variés. Une partie des testicules adultes, lesquels renfermaient tous les stades importants de la spermatogenèse, fut fixée au Sanfelice, au Bouin-Allen modifié par Bauer, au Flemming fort et au Flemming dilué dans les proportions que l'un de nous a déjà indiquées antérieurement (GUÉNIN, 1950); après inclusion à la paraffine, les pièces furent débitées en coupes de 12  $\mu$  d'épaisseur, puis colorées au cristal violet et au Feulgen. L'autre partie des glandes génitales mâles et les ovaires de nymphes âgées d'environ quatre jours furent traitées au carmin acétique; lorsque les préparations extemporanées, effectuées selon les méthodes classiques se montrèrent riches en figures cinétiques, elles furent hydrolysées dix minutes dans une solution de HCl/N, puis passées à la fuchsine sulfureuse et rendues permanentes.

Les dessins à la chambre claire (obj. à imm.  $1/12$ ; oc. comp. 20) furent agrandis deux fois avant d'être achevés, puis réduits au moment de l'impression; le grossissement définitif est de 4.800 diamètres.

---

<sup>1</sup> Nous remercions vivement M. R. MURBACH, ingénieur agronome, qui a bien voulu mettre à notre disposition un matériel abondant.



## OBSERVATIONS PERSONNELLES

Bien que les travaux de STEVENS et de WIEMAN concordent quant au nombre diploïde de chromosomes que possède le Doryphore, nous avons cherché à confirmer une fois encore ce nombre. Puis notre attention s'est portée sur les stades de la méiose qui pouvaient nous renseigner avec certitude sur l'existence ou la non existence de chromosomes sexuels multiples chez cette espèce.

## LE NOMBRE DIPLOÏDE.

Si les mitoses spermatogoniales de qualité, c'est-à-dire celles dont les constituants bien étalés permettent de déterminer aisément le mode d'attachement des chromosomes au fuseau,



1

FIG. 1.

Division spermatogonale  
(Flemming, Feulgen).



2

FIG. 2.

Mitose oögoniale (acide  
acétique, Feulgen).

elles n'autorisent pas toujours une numération exacte: la région centromérique est souvent très faiblement chromatique et crée un doute dans l'esprit de l'observateur qui ne sait vraiment s'il s'agit par exemple d'un grand chromosome métacentrique ou de deux chromosomes plus petits et contigus. Il n'en est pas ainsi des figures aux éléments plus contractés qui favorisent un décompte précis.

Quelle que soit leur qualité, toutes les métaphases de spermatogonies que nous avons examinées montrent 35 chromosomes (fig. 1 et 3), qui sont tous métacentriques. Sept d'entre eux se distinguent

des autres par leurs bras de longueur inégale. Le plus grand de tous, qui n'a pas de partenaire homologue, représente un hétérochromosome, ce que mettent en évidence les caryogrammes (fig. 19). Le centromère de ce dernier occupe une position qui n'est pas rigoureusement médiane et détermine deux segments subégaux.

On sait qu'il est assez difficile d'obtenir de belles cinèses ovogoniales. Les meilleures que nous avons pu retenir furent trouvées dans des ovaires de nymphes âgées d'environ quatre jours. Elles garantissent le dénombrement des chromosomes mais n'autorisent pas une comparaison morphologique avec le matériel mâle. Nous sommes toujours arrivés à un total de 36 (fig. 2).

Ces premiers résultats se heurtent aux interprétations de STEVENS et de WIEMAN, le Doryphore mâle ne peut être pourvu d'un **XY** ou d'un **X<sub>1</sub>X<sub>2</sub>O**. L'examen de la méiose apporte de plus amples renseignements à ce sujet.

#### LA MATURATION.

Les premières divisions réductionnelles en vue polaire et de profil (fig. 7 et 8) contiennent 18 éléments. L'un d'eux se distingue immédiatement des autres, qui ont la structure habituelle des bivalents méiotiques, par son aspect, sa position et son comportement: il n'a pas la forme en haltère qui est commune aux tétrades de nombreux Coléoptères mais apparaît comme un univalent à attachement submédian; il se dispose toujours en marge de la plaque métaphasique et se place dans un plan parallèle au plan équatorial; à l'anaphase auxocytaire il passe entièrement à l'un des pôles, précédant les dyades dans leur ascension polaire, et ne se perd dans la masse des chromosomes qu'à la télophase tardive (fig. 9 et 10).

Les secondes cinèses de maturation sont de deux types, les unes à 17 chromosomes, les autres à 18 (fig. 11 à 14). Dans ces dernières, il est possible d'identifier l'univalent qui se divise équationnellement lors de la formation des spermatides.

Il faut donc attribuer au *Leptinotarsa decemlineata* Stål. la formule chromosomiale  $2N = 34 + \mathbf{XO}$ . La présence d'un seul hétérochromosome chez les ♂♂ est confirmée par l'analyse de la prophase méiotique.

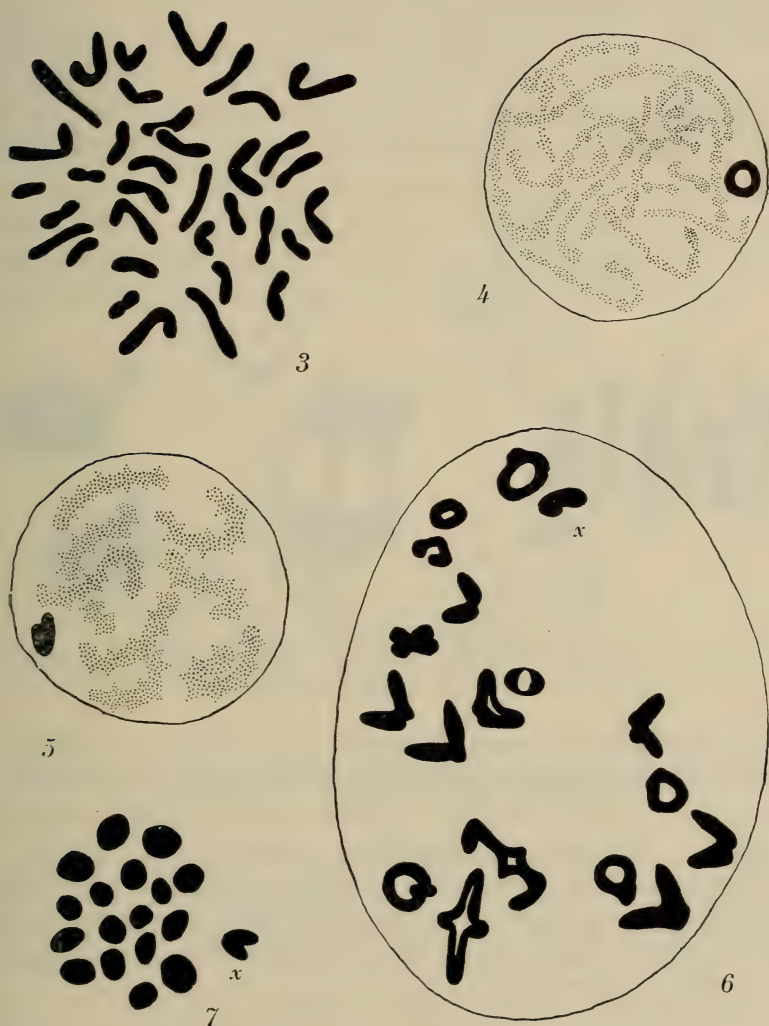


FIG. 3-7.

Fig. 3. Division spermatogoniale (Sanfelice, Cristal violet). — Fig 4. Leptoténie (Flemming, Feulgen). — Fig. 5. Pachyténie (Flemming, Feulgen). — Fig. 6. Diacinèse (acide acétique, Feulgen). — Fig. 7. Métaphase de première division réductionnelle en vue polaire (acide acétique, Feulgen).

## L'X À LA PROPHASE MÉIOTIQUE.

Tout au long de la période d'accroissement l'X est caractérisé par une forte hétérochromatie positive qui diminue progressivement à l'approche de la maturation. Il l'est encore par la position qu'il occupe dans le noyau et par la forme particulière qu'il prend : jusqu'au moment de la mise au fuseau, il se situe constamment au voisinage de la membrane nucléaire ; à la leptoténie et à la zygoténie (fig. 4) il a généralement l'aspect d'un anneau, plus rarement celui d'un 6 ; dès la pachyténie il apparaît comme un V légèrement asymétrique, dont les bras sont accolés (fig. 5), puis s'écartent ultérieure-



FIG. 8-10.

Métaphase, anaphase et télophase jeune de première cinèse réductionnelle en vue de profil (Flemming, Feulgen).

ment pour former un angle de plus en plus ouvert ; à la diacinèse enfin, où la texture des bivalents autosomiques n'est pas encore obscurcie par la nucléinisation intense qui est fréquente chez les Coléoptères, il se montre sans partenaire (fig. 6).

Tous les individus qui ont été examinés, c'est-à-dire plus d'une cinquantaine, ne possédaient qu'un seul chromosome sexuel. Comment expliquer la divergence de nos observations avec celles de STEVENS et de WIEMAN ?

## DISCUSSION

Avant de discuter une éventuelle variation chromosomique au sein de l'espèce, il convient d'analyser, avec plus de détails que nous l'avons fait dans l'introduction de ce travail, les contributions des



auteurs américains. En effet, le *Leptinotarsa decemlineata*, comme le font remarquer à diverses reprises ces derniers, n'est pas un matériel favorable à une étude cytologique — nous-mêmes avons dû utiliser plusieurs techniques pour obtenir des préparations satisfaisantes — et peut laisser trop de place à l'interprétation personnelle.

WIEMAN ne consacre qu'une faible part de son mémoire au *Leptinotarsa decemlineata*, l'objet de ses recherches étant essentielle-

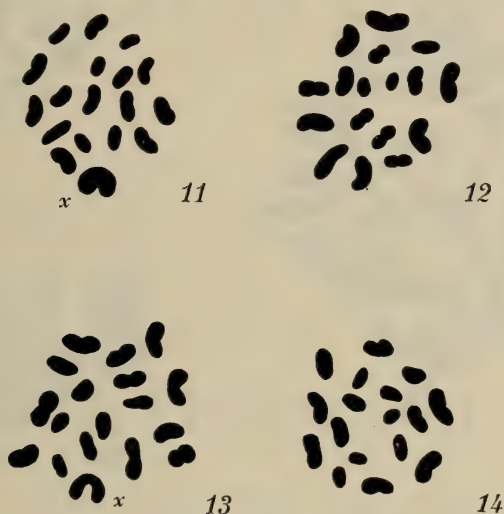


FIG. 11-14.

Métaphases de seconde division réductionnelle, les unes à 18 chromosomes, les autres à 17 éléments (Flemming, Feulgen).

ment le *L. signaticollis*, mais il affirme: « I found the nucleolus of the primary spermatocytes to accord with Stevens' description as far as the resting stage is concerned, but that its unequal components separate in the first division does not seem to be the case, and in this regard I cannot agree with her observation. » Les dessins d'anaphase auxocytaire qu'il donne correspondent à ce que nous avons observé: l'élément sexuel gagne indivis l'un des pôles du fuseau.

En revanche, STEVENS (1906), à qui l'on doit plusieurs publications remarquables sur les chromosomes de nombreux Insectes, a constaté la présence d'un bivalent hétérochromosomique qui subit la préréduction.

Il faut remarquer tout d'abord qu'il est peu probable que WIEMAN et nous ayons travaillé sur un matériel cytologiquement différent de celui de STEVENS. Nous avons essayé, à l'aide de la meilleure cinèse publiée par cette dernière, d'établir un caryogramme (fig. 15 et 19), lequel dans son ensemble concorde d'une

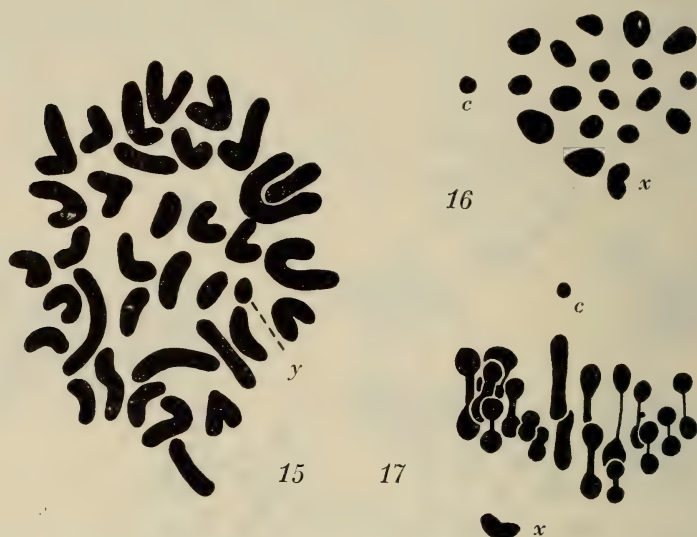


FIG 15-17.

Fig. 15. Division diploïde (d'après Stevens, 1906).  
Fig. 16 et 17. Métaphases de première division réductionnelle en vue polaire et de profil; *c*, le corps chromatoïde (Bouin-Allen, Cristal violet).

manière satisfaisante avec le nôtre (fig. 18). C'est plutôt dans l'interprétation des faits qu'est née la divergence.

Le comportement méiotique du chromosome **Y**, tel que le décrit l'auteur américain, ne rappelle en rien celui qui est habituel chez les Coléoptères de formule **XY** où l'**Y** est punctiforme et s'unit par un chiasma à l'extrémité d'un bras de son partenaire, ce qui permet d'admettre l'existence d'un segment pair et d'un segment différentiel (DARLINGTON, 1937; GUÉNIN, 1950). D'après les dessins de STEVENS, l'**Y** s'associe indifféremment à divers points de l'**X**, souvent même au niveau de la région centromérique; parfois les deux éléments sexuels sont déjà séparés à la métaphase de la première division réductionnelle. Nous nous demandons si STEVENS

n'aurait pas attribué à un corps chromatoïde la qualité d'hétérochromosome. L'un de nous, en examinant des préparations de plusieurs Ténébrionides (GUÉNIN, inédit), a eu son attention attirée par un granule que l'on retrouve chez le Doryphore. Ce corpuscule se dis-

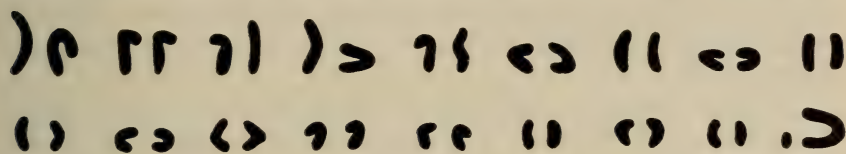


FIG. 18.

Caryogramme de cinèse spermatoniale établi d'après la figure 15.

tingue surtout à partir de la période d'accroissement pendant laquelle il se tient dans le cytoplasme mais tout proche de la membrane nucléaire; au moment de la première division de maturation, il se dispose à la périphérie du fuseau sans marquer une place préférentielle, car, à la métaphase, on l'aperçoit aussi bien dans la région des centrosomes qu'au voisinage du plan équatorial; il n'est donc

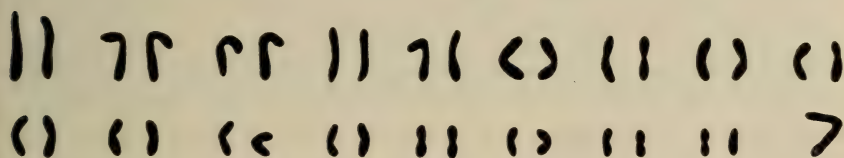


FIG. 19.

Caryogramme de division spermatogoniale établi d'après la figure 3.

pas dépendant du chromosome X (fig. 16). Lorsque le hasard le situe tout près de l'X, lequel se fixe toujours à une fibre externe du fuseau, ou lorsque sa position est symétrique de celle de l'hétérochromosome par rapport à la plaque métaphasique (fig. 17), il peut rappeler un chromosome Y. Ce corpuscule apparaît également dans les secondes cinèses, indifféremment dans celles à 17 ou à 18 chromosomes, mais n'est certainement pas de nature chromosomique: s'il réagit aux colorants basiques usuels tels que l'hématoxyline et le cristal violet, il se différencie plus vite que les chromosomes et se montre toujours Feulgen négatif. Nous l'avons remarqué, avec les mêmes caractéristiques, dans plusieurs espèces de Coléoptères qui sont pourvues d'un Y punctiforme. Ainsi s'expli-

querait la divergence de vues entre STEVENS et WIEMAN: celui-ci aurait négligé la présence du corps chromatoïde tandis que celle-là l'aurait pris pour un hétérochromosome. Le véritable hétérochromosome (**X**) ne subit donc aucune division à la première cinèse réductionnelle, ce qui concorde avec nos observations. Mais cet élément est-il vraiment formé de deux constituants comme le suppose WIEMAN ?

L'aspect bipartite que prend l'**X** dans les stades jeunes de la prophase méiotique n'est pas nécessairement probant en faveur d'une dualité structurale. Il suffit de rappeler que l'**X** est un **V** légèrement asymétrique. A la pachyténie, par exemple, lorsque ses deux bras sont accolés (fig. 5), il peut avoir l'apparence d'un bivalent sexuel tel qu'on le trouve chez certains Coléoptères, l'extrémité du bras le plus long pouvant passer pour l'**Y** et la région la plus dense pour l'**X**. Il subsiste une difficulté relative au nombre diploïde: STEVENS a compté dans les divisions spermatogoniales 36 chromosomes alors que nous n'en avons trouvé que 35. Le cytologiste américain n'aurait-il pas été influencé par une idée préconçue née de l'observation des cinèses réductionnelles, et n'aurait-il pas pris pour deux éléments un chromosome en forme de **J**? Quoi qu'il en soit, les déclarations même de STEVENS laissent planer un doute sur la valeur réelle du nombre diploïde qu'elle a obtenu: « *Doryphora decemlineata* has been the most difficult one of the collection to work satisfactorily. The chromosomes in the spermatogonial plates were in most cases much tangled, and the behavior pair was such as to suggest an "accessory chromosome" rather than of the heterochromosome an unequal pair. Abundant material for the study of somatic cells at hand, but nothing favorable could be found in the sections. »

Ainsi pensons-nous qu'il faut attribuer d'une manière très générale la formule  $2N = 34 + \mathbf{XO}$  au Doryphore mâle et  $2N = 34 + \mathbf{XX}$  à la femelle.

Cette espèce n'est pas la seule à présenter ce type de digamétie mâle dans la famille des Chrysomelides. STEVENS (1906, 1908 et 1909) en mentionne quatre, et YOSIDA (1944) une cinquième. Il faut probablement ajouter à cette liste le *Leptinotarsa signaticollis* de WIEMAN. En effet, l'examen des figures que donne cet auteur milite en faveur d'un **XO** plutôt que d'un **X<sub>1</sub>X<sub>2</sub>O** chez le mâle. D'autre part, l'argument essentiel sur lequel WIEMAN se base pour



admettre la présence de deux constituants hétérochromosomiques ne paraît plus guère pertinent après ce que nous avons appris du *L. decemlineata*: « The evidence from *signaticollis* would perhaps favor the idea that the bi-partite body represents a single chromosome, since its appearance and behavior in the maturation divisions recalls the unpaired accessory of the *Orthoptera* and certain *Hemiptera*. On the other hand, the fact that *decemlineata* the homologous components are of unequal size practically compels one to regard the accessory body as two chromosomes in both cases. »

### CONCLUSIONS

L'étude cytologique du *Leptinotarsa decemlineata* Stal. révèle un nombre diploïde de 35 chromosomes chez le mâle et de 36 chez la femelle, dont un seul hétérochromosome chez le premier. L'examen critique des travaux anciens de STEVENS (1906) et de WIEMAN (1910) autorise la conclusion que chez les *Leptinotarsa* étudiés cytologiquement la digamétie est de type XO. Nous ne connaissons donc pas de chromosomes sexuels multiples chez les Chrysomélides.

### AUTEURS CITÉS

1937. DARLINGTON, C. D. *Recent advances in cytology*. Second edition. London: Churchill.
1948. GUÉNIN, H. A. *La formule chromosomique du Blaps mortisaga* L. (*Col. Tenebr.*) *Experientia*, VI.
1949. — *L'évolution de la formule chromosomique dans le genre Blaps* (*Col. Tenebr.*). *Revue suisse de Zoologie*, 56.
1950. — *Chromosomes et hétérochromosomes de Ténébrionidés*. *Genetica*, XXV.
1906. STEVENS, N. M. *Studies in spermatogenesis, Part II*. Publ. Carneg. Inst., n° 36.
1908. — *The chromosomes in Diabrotica vittata, Diabrotica soror and Diabrotica 12-punctata. A contribution to the literature on heterochromosomes and sex determination*. *Journ. of exper. Zool.*, 5.
1909. — *Further studies on the chromosomes of the Coleoptera*. *Ibid.*, 6.

1910. WIEMAN, H. L. *A study in the germ cells of Leptinotarsa signaticollis*. Journ. of Morph., 21.
1944. YOSIDA, T. *Chromosome studies in the Coleoptera I. A study of chromosomes in ten species of Coccinellidae and Chrysomelidae*. Jap. Journ. Genet., 20.
-

## Le genre *Gyrocotyle* Diesing, 1850 (Cestodaria)

par

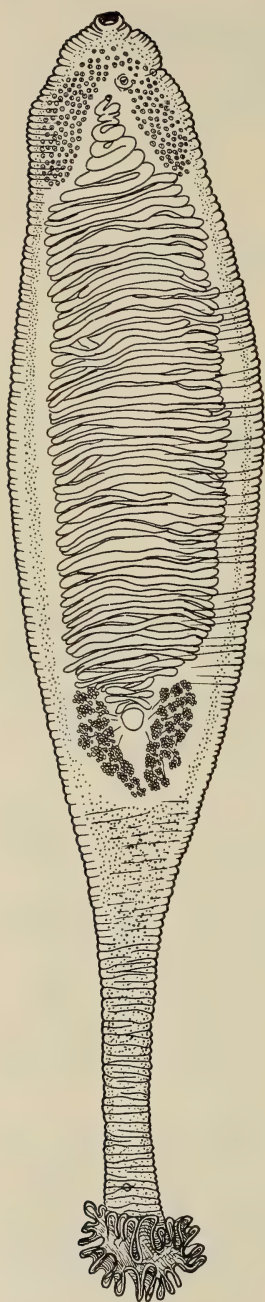
**Ch. JOYEUX et Jean-G. BAER**

Avec 6 figures dans le texte.

A sa création déjà, le genre *Gyrocotyle* Diesing causa pas mal d'ennuis aussi bien à son auteur qu'aux naturalistes qui s'en sont occupés dans la suite. Sans vouloir retracer ici l'historique extrêmement complexe de ce genre et pour les détails duquel nous renvoyons à DOLLFUS (1923), rappelons-en les points principaux.

DIESING (1850) supposait qu'en *Gyrocotyle rugosa* il avait affaire à un Trématode recueilli dans le gros intestin d'une Antilope, *Gazella pygarga* Pall., provenant de Port-Natal, dans le sud de l'Afrique. Il remarque cependant, sans cacher son étonnement, qu'apparemment le même parasite avait été récolté par KRØYER à Valparaiso, dans un Lamellibranche, *Mulinia edulis* (King) ! Cependant WAGENER (1852) fait ressortir les ressemblances qu'il semble y avoir entre l'helminthe décrit sommairement par DIESING et un autre, recueilli à Nice dans l'intestin d'une Chimaere et nommé *Amphityches urna* Grube et Wagener, 1852.

Après avoir étudié les matériaux déposés dans les musées de Berlin, Leipzig et Vienne, MONTICELLI (1889) arrive à la conclusion que les espèces *rugosa* et *urna* sont distinctes mais appartiennent toutes deux au genre *Gyrocotyle*. D'autre part, cet auteur ayant trouvé dans les collections du British Museum un exemplaire qu'il identifie à *G. rugosa* provenant de *Callorhynchus callorhynchus* (L.),



conclut que toutes les espèces du genre *Gyrocotyle* sont parasites de Chimaerides et que l'indication de l'hôte signalé par DIESING provient d'une erreur d'étiquettes.

Depuis MONTICELLI, plusieurs auteurs ont retrouvé *G. rugosa* chez les Chimaerides australes, *C. callorhynchus* (L.) des eaux africaines et *C. milii* Bory des eaux australiennes de sorte que ces Poissons constituent sans le moindre doute les hôtes normaux pour ce Cestodaire.

Dans une récente étude du genre *Gyrocotyle*, LYNCH (1945) fait remarquer que *G. rugosa*, l'espèce type du genre, est fort mal connue et que les renseignements qui s'y rapportent sont souvent contradictoires.

Ayant trouvé dans nos collections un seul exemplaire de *G. rugosa* provenant de *C. callorhynchus* (L.) nous en avons entrepris l'étude dans le but d'élucider les nombreux points de son anatomie demeurés incertains.

Notre échantillon a 75 mm. de long et atteint une largeur maxima de 25 mm. L'extrémité postérieure, aplatie dorso-ventralement, est peu contractée. Elle mesure 20 mm. de long et 3 mm. de large et se termine par un entonnoir à bords peu froncés. Celui-ci est large de 5 mm. et vient s'ouvrir à la face dorsale à 3,5 mm. environ de l'extrémité postérieure (fig. 3). A l'extrémité antérieure du corps se trouve une grosse ventouse dont l'ouverture, sub-ventrale, a 1 mm. de diamètre. Le diamètre de la ventouse elle-même est de 1,8 mm.

FIG. 1.

Préparation totale de l'exemplaire, long de 75 mm., montrant l'arrangement des glandes sexuelles. Les deux groupes d'épines de chaque côté de la ventouse antérieure ne sont pas indiqués.



et sa longueur de 2,2 mm. De chaque côté de la ventouse se trouve un groupe de 35 à 40 grosses épines, profondément enfoncées dans la peau. Elles mesurent 160 à 240  $\mu$  de long sur 24  $\mu$  de large. Il n'y a pas d'épines ailleurs sur le corps, ni sur les faces, ni dans le voisinage de l'entonnoir, comme c'est le cas chez *G. urna* et chez *G. fimbriata*. Toute la surface du corps est plissée transversalement, les plis ressemblant à une segmentation mais qui n'intéresse que la peau. Les bords latéraux du corps ne présentent aucune trace de festons. Sur la ligne médiane, à 4,6 mm. de l'extré-

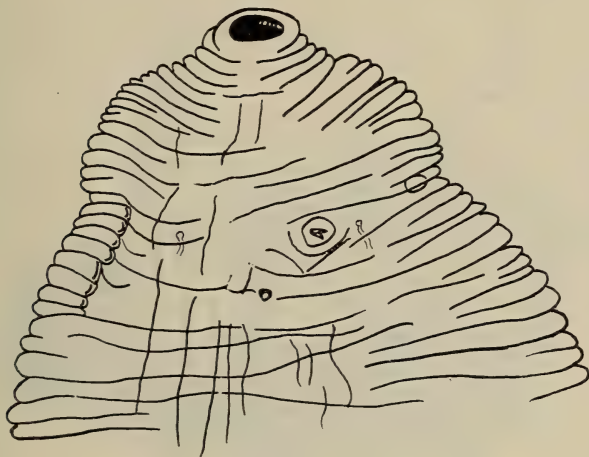


FIG. 2.

Extrémité antérieure à un plus fort grossissement, montrant les pores utérin et mâle à la face ventrale et le vagin ainsi que les deux pores excréteurs dorsaux.

mité antérieure, à la face ventrale, se trouve l'orifice de l'utérus. En avant de celui-ci et en dehors de la ligne médiane, on remarque une petite protubérance au sommet de laquelle débouche le pore sexuel mâle. Le pore sexuel femelle, situé à la face dorsale, s'ouvre presque à la hauteur du pore mâle, sur le bord latéral du corps.

La peau est recouverte d'une cuticule épaisse sous laquelle se trouve une couche de cellules sous-cuticulaires, puis une large zone où ne se voient guère que des fibres musculaires diagonales et quelques fibres dorso-ventrales. En dessous de celle-ci se trouvent deux couches de fibres transversales, séparées par une couche de puissants faisceaux de fibres longitudinales (fig. 5). En dessous de la

deuxième couche de fibres transversales, le parenchyme est parcouru par de très nombreuses et grosses fibres musculaires longitudinales qui entourent à peu près tous les organes. On comprend qu'avec une pareille musculature longitudinale, le Ver puisse se contracter fortement. Ceci est surtout le cas pour le pédicule postérieur dont la longueur peut varier dans des limites très étendues.

Le bord interne des fronces de l'entonnoir est muni de très nombreuses glandes unicellulaires dont la taille va en décroissant depuis

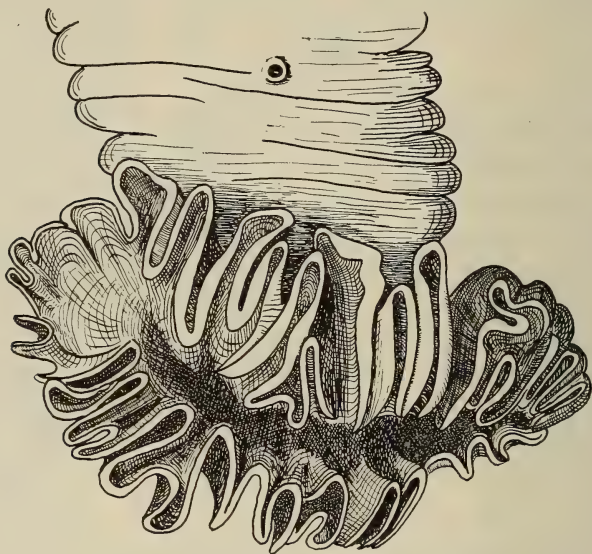


FIG. 3.

Extrémité postérieure vue par la face dorsale,  
montrant l'orifice de l'entonnoir.

le haut jusqu'au fond de l'entonnoir. Ces glandes se sont exceptionnellement colorées de façon intense, mais ne permettent pas d'y voir le noyau. Leur présence a été signalée antérieurement déjà par WATSON (1911) chez *G. fimbriata* et par LINTON (1924) chez *G. plana*. Nous les avons également retrouvées dans les plis de la « rosette » de *G. urna* et avons constaté que dans du matériel bien conservé, le contenu de la glande reste apparemment incolore.

Le système nerveux est formé de deux très gros nerfs latéraux, longitudinaux, qui prennent naissance dans une commissure située immédiatement en arrière de la ventouse antérieure et d'où partent

également deux branches qui longent les côtés de la ventouse. Les nerfs longitudinaux ont  $100\ \mu$  de diamètre et s'étendent jusque dans la « rosette » où ils se ramifient. Ils émettent sur leur parcours de très nombreux nerfs transversaux qui innervent la musculature et les autres organes.

Le système excréteur est formé par huit à dix vaisseaux principaux reliés entre eux par un réseau complexe de vaisseaux secondaires qui s'étend jusqu'à la périphérie du corps. Il n'y a pas de protonéphridies mais les canaux renferment une bande ciliée disposée régulièrement sur tout leur parcours. Les deux pores excréteurs débouchent à la face dorsale, à la hauteur environ de la papille génitale mâle.

L'ovaire, bilobé, est formé par de nombreux follicules groupés autour d'un gros réceptacle séminal (fig. 1). Le vagin, à parois très musclées, contourne la papille génitale mâle, à sa face dorsale, pour déboucher à peu près sur le côté du corps. L'utérus est extrêmement long, environ six fois la longueur totale du Ver. Il est tubulaire et ses boucles très serrées s'étendent latéralement presque jusqu'au bord. Elles se rétrécissent peu avant l'orifice utérin pour déboucher directement dans celui-ci. Il n'y a pas trace de sac utérin comme chez les autres espèces (LYNCH, *loc. cit.*). Les œufs, en quantité prodigieuse, possèdent une coque très mince, apparemment non-operculée, et renfermant, du moins dans les derniers segments de l'utérus, une lycophore ciliée dont les dix crochets ont



FIG. 4.

Coupe à travers un feston de l'entonnoir montrant les glandes disposées du côté interne seulement.

$32\ \mu$  de long. Ces œufs mesurent  $133\ \mu$  sur  $58\ \mu$ . Les glandes vitellogènes sont constituées par de très petits follicules qui forment une gaine autour des glandes génitales. Ils sont localisés immédiatement au-dessous de la couche interne des fibres musculaires transversales et s'étendent en arrière de la ventouse antérieure jusqu'à l'entonnoir postérieur. Chaque follicule est parfaitement rond et mesure  $40\ \mu$  de diamètre.



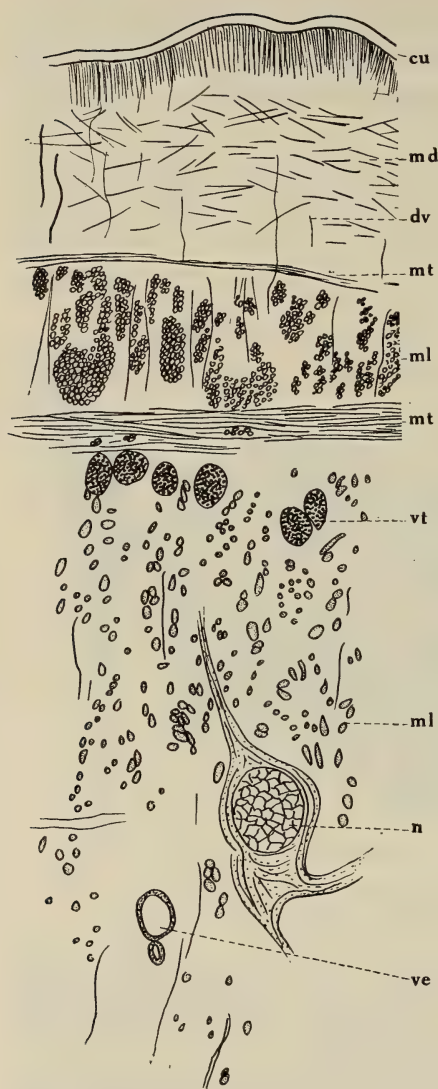


FIG. 5.

Portion d'une coupe transversale passant à travers le pédoncule postérieur. *cu.* cuticule; *dv.* fibres dorso-ventrales; *md.* muscles diagonaux; *ml.* muscles longitudinaux; *mt.* muscles transversaux; *n.* nerf longitudinal; *ve.* vaisseau excréteur; *vt.* follicules vitellogènes.

Les testicules sont disposés suivant deux champs se réunissant sur la ligne médiane, en arrière de la ventouse antérieure. Il y en a à peu près 250 et chaque testicule a  $160\ \mu$  de diamètre. Les canaux efférents convergent vers la ligne médiane où ils se jettent dans une vésicule séminale, cylindrique, contournée sur elle-même. Celle-ci débouche dans un canal éjaculateur à parois musculaires, où aboutissent de très nombreuses glandes « prostatiques ». Le canal éjaculateur lui-même s'ouvre à la base d'une papille, longue de  $110\ \mu$  et ayant  $80\ \mu$  de diamètre qui se trouve dans l'atrium mâle spacieux. Ce dernier fait saillie à la surface ventrale du Ver et porte en son centre le pore sexuel. Il n'y a pas trace d'un organe intromittent, ni pénis, ni cirre.

Ainsi que JOHNSTON (1934) l'a reconnu, *G. plana* Linton, 1924 est synonyme de *G. rugosa*. Cependant, LINTON a été induit en erreur par la forme de l'utérus qu'il décrivit avec un axe central et des branches latérales. Lorsqu'on compare *G. rugosa* aux deux



autres espèces du genre, à savoir *G. urna* et *G. fimbriata*, on constate de suite que la structure de l'utérus est différente, que chez *G. rugosa* les boucles s'étendent latéralement dans presque toute la largeur du corps et qu'il n'y a pas de sac utérin. Le canal éjaculateur débouche dans une papille qui rappelle, en plus petit, celle décrite chez *Gyrocotylodes nybelini* Fuhrmann (JOYEUX et BAER, 1950), mais qui diffère totalement des descriptions données par LYNCH (*loc. cit.*) de cette portion terminale du canal éjaculateur chez *G. urna* et *G. fimbriata*. D'autre part, *G. rugosa* est la seule espèce dont les œufs, à coque non-operculée, sont embryonnés au moment de la ponte. Rappelons que, d'après les expériences de RUSKOWSKI (1931), il faut 25 à 30 jours d'incubation des œufs de *G. urna* dans l'eau de mer pour que les lycophores soient formés. Il paraît donc peu probable que seule la longueur considérable de l'utérus de *G. rugosa* soit la cause de la précocité du développement embryonnaire.

Chez *G. rugosa* les bords latéraux du corps sont dépourvus des festons si caractéristiques pour les deux autres espèces. Le pédicule, terminé par l'entonnoir postérieur, est capable de s'allonger beaucoup, ce qui est le cas du matériel que nous avons étudié. D'autres fois il se contracte fortement au point que l'entonnoir semble se trouver accolé au corps du Ver. *G. rugosa* ne possède des épines que de chaque côté de la ventouse antérieure tandis que les autres espèces en possèdent sur toute la surface du corps jusqu'au niveau de l'entonnoir postérieur. Enfin, les hôtes de *G. rugosa* ne semblent être que les Chimaeres australes *C. callorhynchus* (L.) et *C. milii* Bory.

Dernièrement, MENDÍVIL-HERRERA (1946) a décrit sous le nom de *Gyrocotyle meandrica* n. sp. une forme recueillie chez *C. callorhynchus* (L.) capturé au large de l'embouchure du Rio de la Plata. Cette forme, insuffisamment décrite, de grande taille (69-116 mm.), possède des bords latéraux froncés, des épines insérées sur les faces dorsale et ventrale et, d'après une photographie, un très long utérus dont les boucles latérales, courtes, ne semblent pas s'ouvrir dans un sac utérin. Les œufs sont embryonnés au moment de la ponte et en plus, operculés. D'après l'auteur uruguayen, cette espèce serait très voisine de *G. maxima* MacDonagh, 1927, trouvé chez le même hôte et dans les mêmes parages. Quoi qu'il en soit, ces deux espèces sont insuffisamment connues pour qu'il en soit tenu compte

dans la présente discussion. Il n'est cependant pas exclu, que *G. meandrica* soit une forme très voisine de *G. rugosa* dont elle différerait par l'extension latérale moins étendue des boucles de l'utérus ainsi que par la présence d'épines sur les faces dorsale et ventrale du Ver.

A notre avis, les différences morphologiques entre *G. rugosa* d'une part et *G. urna* et *G. fimbriata* de l'autre, débordent le cadre spécifique et doivent être considérées comme étant génériques.

Cependant *G. rugosa* est le type du genre *Gyrocotyle* et par conséquent les espèces *G. urna* et *G. fimbriata* devront être placées dans un genre à part. Or, l'espèce « *urna* » avait été choisie par GRUBE et WAGENER (1852) comme base de leur description du genre *Amphiptyches* et doit donc être considérée comme type de ce dernier. Puisque « *urna* » et « *fimbriata* » ne sont pas congénériques de « *rugosa* », le genre *Amphiptyches* devient à nouveau disponible pour loger ces deux espèces.

Par conséquent, l'ordre des *Gyrocotylodea* renfermera maintenant trois genres dont les diagnoses seront les suivantes.

#### I. *Gyrocotyle* Diesing, 1850.

Gyrocotylloïdes en général de grande taille avec un long pédicule contractile portant à son extrémité l'entonnoir postérieur à bords relativement peu froncés et qui débouche à la face dorsale du pédicule. Bords latéraux droits, non-festonnés. Peau dépourvue d'épines sauf deux groupes de chaque côté de la ventouse antérieure. Utérus tubulaire, très long, à boucles transversales atteignant presque les bords latéraux du corps. Pore utérin, ventral, médian dans la région antérieure. Œufs à coque non-operculée très mince, renfermant une lycophore ciliée au moment de la ponte. Pore génital mâle, ventral, en avant du pore utérin et en dehors de la ligne médiane. Canal éjaculateur débouchant par une papille bien marquée dans l'atrium mâle. Orifice vaginal dorsal, presque sur le côté latéral du corps, au même niveau ou légèrement en avant du pore mâle. Testicules ne s'étendant pas en arrière au-delà des premières boucles de l'utérus. Glandes vitellogènes formant une gaine continue d'en arrière de la ventouse antérieure jusqu'au niveau de l'entonnoir postérieur.

Espèce type: *Gyrocotyle rugosa* Diesing, 1850.

Syn. *G. plana* Linton, 1924.

II. *Amphiptyches* Grube et Wagener, 1852.

Gyrocotyloides de taille moyenne à bords latéraux fortement festonnés. Entonnoir postérieur à fronces compliquées débouchant à la face dorsale de la région postérieure du corps. Très nombreuses épines dans la peau des faces dorsale et ventrale, ainsi que deux groupes de part et d'autre de la ventouse antérieure. Utérus tubulaire, à boucles latérales peu étendues, venant s'ouvrir dans un sac utérin, antérieur. Pore utérin ventral, médian. Œufs operculés, non-embryonnés au moment de la ponte. Pore génital mâle, ventral, en avant du pore utérin et presque sur la ligne médiane. Canal éjaculateur débouchant directement à la surface du corps. Pore vaginal, dorsal, en dehors de la ligne médiane et à peu près à mi-chemin entre le pore mâle et le bord latéral du corps. Testicules s'étendant en arrière jusqu'au niveau postérieur du sac utérin. Glandes vitellogènes, forment une gaine continue s'étendant en arrière de la ventouse antérieure jusqu'au niveau de l'entonnoir postérieur et pénétrant dans les festons latéraux du corps.

Espèce type: *Amphiptyches urna* Grube et Wagener, 1852.

Autre espèce: *A. fimbriata* (Watson, 1911).

III. *Gyrocotyloides* Fuhrmann, 1931.

Gyrocotyloides d'assez grande taille à bords latéraux dépourvus de festons. Entonnoir postérieur à bords non-froncés, muni d'un puissant muscle sphincter et porté sur un long pédoncule. L'entonnoir s'ouvre à la face dorsale du corps, en arrière de l'ovaire. Utérus, tubulaire, très court, débouchant dans un grand sac utérin, allongé. Pore utérin médian, ventral. Œufs operculés, non-embryonnés au moment de la ponte. Pore génital mâle, médian, ventral, situé en avant du pore utérin. Canal éjaculateur débouchant dans une grande papille qui se trouve dans l'atrium mâle. Pore vaginal dorsal, un peu en dehors de la ligne médiane et se trouvant entre le pore utérin et le pore mâle. Testicules s'étendant en arrière jusqu'au bord antérieur de l'ovaire. Glandes vitellogènes formant une gaine continue d'en arrière de la ventouse antérieure jusqu'à l'entonnoir postérieur.

Espèce type: *Gyrocotyloides nybelini* Fuhrmann, 1931.

Les schémas (fig. 6) permettront de mieux juger les différences morphologiques qui existent entre ces trois genres.



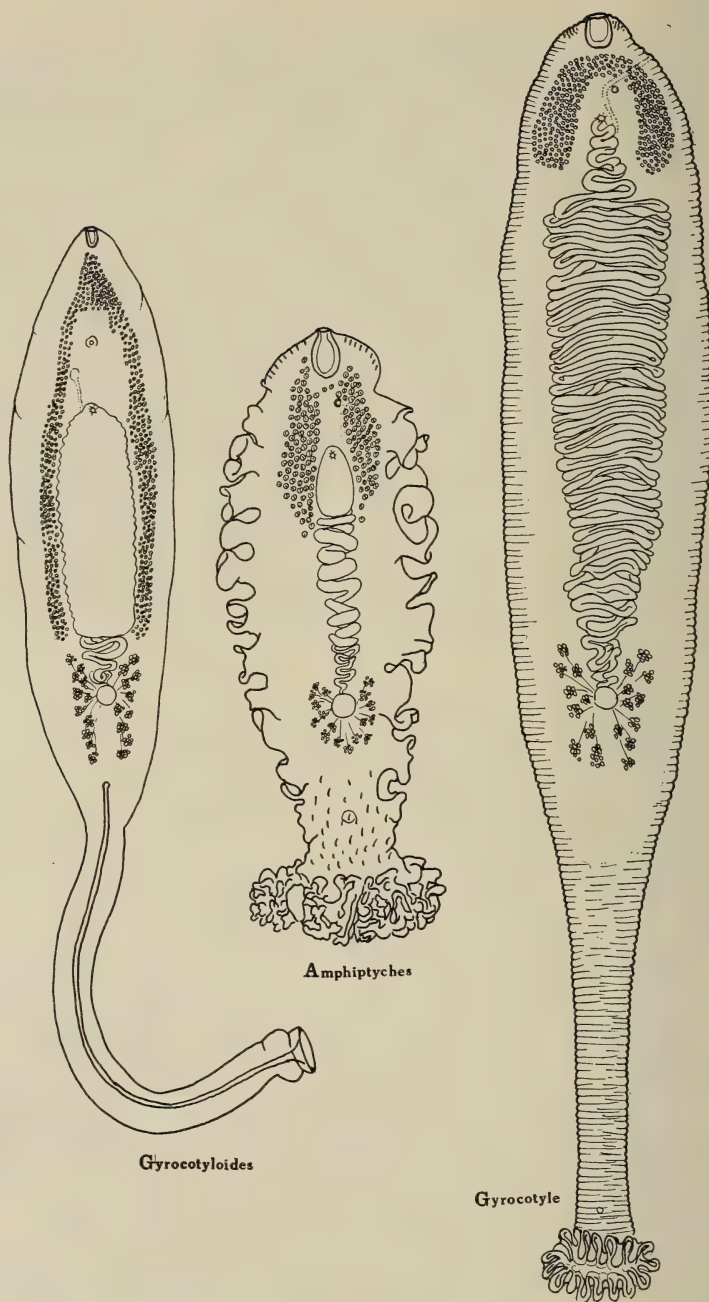


FIG. 6.

Schémas des trois genres des Gyrocotyloïdes. Les glandes vitellogènes ne sont pas dessinées.



Il est intéressant de constater combien la sous-classe des Cestodaires est en réalité plus complexe qu'on ne le supposait autrefois quand elle ne renfermait que deux genres, *Amphilina* et *Gyrocotyle*. Elle est aujourd'hui démembrée en deux ordres distincts renfermant au total neuf genres, presque tous monotypiques. Il s'ensuit que les Cestodaires n'apparaissent plus comme des formes néoténiques, mais au contraire, comme des parasites archaïques dont l'évolution s'est poursuivie suivant une direction différente de celle des Cestodes proprement dits.

## OUVRAGES CITÉS

1931. \* FUHRMANN, O. *Cestodaria. Handb. Zoolog.* 2: 179-180.
1934. JOHNSTON, T. H. *Remarks on some Australian Cestodaria.* Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 59: 66-70.
1950. JOYEUX, Ch. et BAER, Jean-G. *Le genre Gyrocotyloides Fuhrmann, 1931 (Cestodaria).* Bull. Soc. neuch. sc. nat. 73: 71-79, 9 fig.
1945. LYNCH, James-E. *Redescription of the species of Gyrocotyle from the Ratfish, Hydrolagus collieri (Lay & Bennet), with notes on the morphology and taxonomy of the genus.* J. Parasit. 31: 418-446, 39 fig.
1946. MENDÍVIL-HERRERA, J. *Gyrocotyle meandrica n. sp. del intestino espiral del pez gallo, Callorhynchus callorhynchus (L.).* Comm. Zool. del Mus. Hist. Nat. Montevideo, 2: 1-12, 8 fig.
1931. RUSKOWSKI, J.-S. *Etudes sur le cycle évolutif et sur la structure des Cestodes de mer. II<sup>e</sup> partie. Sur les larves de Gyrocotyle urna (Grube et Wagener).* Bull. Acad. Pol. Sc. et Lettres, Sér. B, 2: 629-641, pl. 41.

---

\* Toute la bibliographie jusqu'en 1931, se trouve dans cet ouvrage.



Descriptions préliminaires  
des *Carabidae* nouveaux recueillis par le  
Dr A. Monard au Cameroun

par

P. BASILEWSKY

(Musée du Congo Belge, Tervuren.)

Le Dr MONARD, en rentrant en Europe, m'a confié l'étude des Coléoptères *Carabidae* recueillis au Cameroun par la Mission scientifique suisse (I-IX.1947), en me demandant de rédiger un travail d'ensemble sur les Carabiques rapportés par cette Mission. La publication de ce travail, ainsi que d'autres se rapportant à la même expédition, a dû être retardée pour des raisons matérielles. Aussi m'a-t-il engagé à publier dès maintenant, afin de prendre date, les diagnoses des nouveautés. Ces descriptions seront reprises, avec plus de détails, dans le travail d'ensemble.

Les *holotypes* sont déposés au Musée d'histoire naturelle de La Chaux-de-Fonds; des paratypes de *Rhysotrachelus Monardi*, *Craspedophorus Bouvieri* ssp. *dux* et *Strachani* ssp. *Monardi* existent également au Musée du Congo belge à Tervuren.

***Rhysotrachelus Monardi*, n. sp.**

Long.: 19,5-20 mm. Dessus d'un noir assez terne, chaque élytre pourvu d'une tache médiane jaune-citron, formée de cinq bandes sur les intervalles 4 à 8, celles sur 7 et 8 très petites, celle sur 6 la plus longue; dessous noir brillant, fortement irisé-bleuté; pattes et antennes noires, les trois premiers articles de ces dernières pourvus d'un trait jaune longitudinal au côté interne. Tête grosse

et large, les yeux modérément saillants; surface grossièrement ponctuée, aciculée-chagrinée au milieu du front; dernier article des palpes fortement sécuriforme chez le ♂, simplement dilaté chez la ♀. Antennes larges et robustes, dépassant la base du pronotum de près de deux articles, 4 à 11 élargis et aplatis. Pronotum transverse, modérément convexe; angles antérieurs légèrement saillants en lobes arrondis, côtés largement arrondis en avant, faiblement en arrière, la base étant bien plus large que le bord antérieur et la largeur maximale située en arrière du milieu; les angles postérieurs sont droits et arrondis; sillon longitudinal médian bien marqué mais court, dépressions basilaires larges et profondes; gouttière marginale peu prononcée, repli latéral en fin bourrelet, non ou à peine élargi en arrière; côtés aplanis, le disque modérément convexe. Tout le dessus est profondément et grossièrement ponctué, les points s'entremêlant et donnant un aspect couturé, parsemé d'endroits lisses. Elytres larges et allongés, subparallèles chez le ♂, légèrement élargis en arrière du milieu chez la ♀; troncature apicale non ou à peine sinuée. Stries fines et profondes, finement crénelées dans le fond; intervalles convexes, tous de même largeur et de même hauteur, les impairs légèrement plus convexes seulement en arrière chez la ♀; ponctuation des intervalles fine, dense et régulière, comprenant 6 à 7 points par largeur d'intervalle; côtés et apex densément couverts d'une fine pubescence grisâtre.

Cameroun: Ngaouyanga (VII.1947, Holotype), Bukuma, Rei Bouba (IX.1947, Paratype).

### ***Sphaerodes camerunus*, n. sp.**

Long.: 7,5 mm. Dessus brun de poix très brillant, plus clair sur les côtés, les angles postérieurs du pronotum bruns par transparence; dessous brun ferrugineux, rougeâtre sur le prothorax; appendices ferrugineux. Corps moins orbiculaire que chez *S. striatus* Dejean, convexe, légèrement aplati sur le disque des élytres. Pièces buccales et palpes normaux. Pronotum transverse, la base aussi large que celle des élytres, les angles postérieurs très aigus et pointés vers l'arrière, le sillon médian fin et court, le repli latéral très fin mais complet; dessus lisse, sans dépressions basilaires. Elytres à largeur maximale située à la base, les intervalles plans et lisses, le 8 linéaire et plus ou moins caréné, les stries étroites,



entièrement lisses, atteignant la base sauf la première qui est courbée vers l'extérieur, la deuxième seule prenant naissance dans un pore ombiliqué basal bien développé; striole scutellaire rudimentaire; gouttière marginale fortement granuleuse à l'apex. Dessous brillant, à ponctuation faible et limitée aux côtés; apophyse prosternale lancéolée, sans sillon longitudinal; métépisternes un peu plus larges que longs; segments abdominaux lisses au milieu, pourvus d'une soie de chaque côté près du bord postérieur.

Cameroun: Ngaouyanga (VII.1947, 1 exemplaire ♀).

Se rapproche de *S. gracilior* Alluaud, d'Afrique orientale, et, comme ce dernier, de forme moins orbiculaire que les autres espèces du genre et ayant les stries lisses; en diffère par l'abdomen lisse au milieu, les métépisternes encore plus larges et par la première strie des élytres n'atteignant pas le pore ombiliqué basal.

### **Craspedophorus Bouvieri** (Rousseau) ssp. **dux** nova

Long.: 33-34 mm. Diffère de la forme typique du Congo français et du nord du Congo belge par la taille bien plus grande (21 à 27 mm. chez *Bouvieri*), par le pronotum moins rétréci en arrière et à angles postérieurs bien moins marqués, par les élytres plus larges et les intervalles à ponctuation plus dense et moins grosse. La tache élytrale antérieure, d'un jaune citron, est autrement conformée: elle est formée de six bandes sur les intervalles 3 à 8, celle sur 3 très courte, celles sur 7 et 8 situées plus en avant que les autres, ce qui donne à toute la tache une forme oblique bien différente de celle de *Bouvieri*; ces bandes sont d'ailleurs nettement plus allongées. La tache postérieure est formée de quatre longues bandes sur les intervalles 4 à 7.

Cameroun: Ngaouyanga (VII.1947, 4 ex., dont l'holotype), Sakdjé (VIII.1947, 2 ex.). Tous ces individus sont très semblables entre eux.

### **Craspedophorus Strachani** (Hope) ssp. **Monardi** nova

Les exemplaires recueillis par le Dr MONARD diffèrent de la forme typique d'Afrique occidentale et des individus du nord du Congo belge par les élytres moins convexes et par les taches élytrales

d'un jaune citron très clair et bien plus étendues. La tache antérieure est formée de sept bandes beaucoup plus allongées sur les intervalles 3 à 9, celle sur 3 très courte, celle sur 9 prolongée parfois plus ou moins en arrière; la tache postérieure comprend six bandes tout aussi allongées sur les intervalles 3 à 8, celle sur 3 très courte, celle sur 6 un peu raccourcie en avant. Chez deux individus, la bande antérieure du neuvième intervalle se prolonge en arrière jusqu'au niveau de la tache postérieure. Enfin, chez un exemplaire du Ngaouyanga, les deux taches de chaque élytre sont réunies par une large bande longitudinale sur les intervalles 3 à 9 en avant, 3 à 8 en arrière, un peu plus étroite au milieu où elle n'occupe que les intervalles 4 à 9; cette bande est symétrique sur les deux élytres, ce qui donne un dessin tout à fait exceptionnel pour le genre.

Cameroun: Ngaouyanga (VII.1947, 15 ex., dont l'holotype), Sakdjé (VIII.1947, 8 ex.).

Descrizione preliminare  
delle nuove specie raccolte dal Dr Monard  
della Missione scientifica Svizzera  
nel Camerun

per

**S.-L. STRANEO**

(Gallarate).

Dato che la nota, nella quale riferivo le mie osservazioni su 134 esemplari di *Pterostichini* (Coleopt. Carabidae) raccolti dal Dr. MONARD nel Camerun e gentilmente affidatimi per lo studio dal mio amico P. BASILEWSKY, sarà pubblicata con notevole ritardo, ritengo necessario pubblicare almeno le descrizioni preliminari delle nuove specie e razze, sia per prendere data, sia per poter fare riferimento ad esse in lavori di revisione.

***Caelostomus Monardi* n. sp.**

Statura appena leggermente maggiore di quella del *C. parvulus* Tschit., colorazione identica. Differisce da tale specie per il declivio apicale delle elitre un po' più brusco, per i pro-episterni sempre punteggiati solo presso le suture interne, per la punteggiatura dei segmenti ventrali notevolmente più superficiale ed il segmento anale quasi liscio. Affianco a questi lievi, ma abbastanza costanti differenze esterne, si ha una differenza fortissima nella conformazione dell'edeago, che, nel *C. Monardi* ha la lama apicale di forma peculiare, molto allungata.

Habitat: Ngaouyanga 11 es. ♂♂ e ♀♀; Sakadje 1 es.

**Abacetus perater** n. sp.

Lunghezza: 13 mm.; larghezza: 5 mm. Nero, lucido, senza traccia di iridescenza. Appartiene agli *Abacetus* s. str., con sperone apicale delle tibie anteriori semplice, tarsi superiormente pluristriolati, onichio glabro. Pronoto di forma quasi trapezoidale, con lati moderatamente arrotondati e ristretti in avanti, poco ristretti e lungamente subsinuati all'indietro; orlo laterale simile a quello dell'*A. gagates* Dej., provvisto del solo poro setigero anteriore; base non punteggiata, orlata ai lati. Elitre subrettangolari, con omeri quadrati, minutamente dentati; strie profonde e finemente crenulate; punteggiatura delle strie e convessità delle interstrie molto minori che nell'*A. punctatosulcatus* Chaud. e specie vicine. Metepisterni così lunghi che larghi. Habitat: Ngaouyanga e Sakadje, 27 es. ♂♂ e ♀♀.

**Abacetus (Abacetillus) Monardi** n. sp.

Lunghezza: 7,8 mm.; larghezza: 3 mm. Nero piceo, con zampe, parti boccali, antenne ed orlo laterale del pronoto ferrugini. Prossimo al *flavipes* Thoms. ed ancor più all'*A. Basilewskyi* Straneo (*Bull. Ann. Soc. Ent. Belg.*, LXXXIV, 1948, p. 116) differisce a primo colpo d'occhio per la diversa conformazione dell'orlo laterale del pronoto, che nel *Monardi* è piuttosto stretto anteriormente e, dopo il poro setigero anteriore, si allarga notevolmente, restringendosi poi bruscamente subito prima degli angoli basali. Lo spazio tra i solchi e l'orlo laterale è convesso e tale carattere distingue immediatamente l'*A. Monardi* dal l'*A. latemarginatus* Stran., anch'esso affine.

Habitat: Ngaouyanga, 3 es.

**Metaxenus obesulus**<sup>1</sup> (Straneo) var. **cameronus** nov.

Il *Metaxenus obesulus*, lungo 9 mm., largo 3,8, fa parte del gruppo di specie con macchia gialla alle elitre, innanzi all'apice, come nel *biguttatus* Chaud, ecc., ma, insieme al *M. latithorax* Straneo (*Boll. Soc. Ent. Ital.*, LXXV, 1943, p. 21), presenta il

<sup>1</sup> In corso di pubblicazione.



carattere di avere il pronoto non ristretto verso la base, di modo che la forma generale dell'insetto è nettamente ellittica. Il *M. obesulus* proviene dal Congo Francese, Libreville.

Il Dr MONARD ha raccolto due es. ♂ e ♀ a Ngaouyanga, che differiscono dalla forma tipica per la statura minore (7,5 mm.), gli occhi distintamente meno convessi, gli angoli anteriori del pronoto un po' meno prominenti e più arrotondati; strie delle elitre meno finemente crenulate. Ho dato a questa forma il nome di var. *cameronus* nov.

**Metaxenus minor** n. sp.

Lunghezza: 6,2 mm.; larghezza: 2,7 mm. Molto simile al *biguttatus* Chaud., per il colore; il pronoto non è ristretto verso la base, non vi è depressione presso agli angoli posteriori del pronoto; la statura è un po' minore, le strie sono più profonde e più fortemente punteggiate, le elitre più acute all'apice. L'insieme di questi caratteri accosta maggiormente questa specie all'*obesulus* che non al *biguttatus* Chaud.

Habitat: Ngaouyanga, 8 es.

**Melanchiton (Melaniridius) elongatus** n. sp.

Lunghezza: 14 mm.; larghezza: 5,2 mm.

Nero lucido, senza iridescenze. Pronoto trasverso, conformato in modo simile a quello del *M. Decorsei* Alluaud, vale a dire coi lati lungamente subsinuati innanzi alla base; orlo laterale meno largo che nel *Decorsei*. Elitre allungate, molto parallele, con traccia di dente omerale; strie profonde, punteggiate; interstrie convesse. Proepisterni, metepisterni e lati del metasterno coperti di una punteggiatura fittissima; segmenti addominali ben orlati lungo la base. Edeago piccolo e stretto.

Habitat: Ngaouyanga, 1 ♂ e 1 ♀.

---



10.5494  
Tome 58

Fascicule 3 (Nos 11-34)

25-871  
Juin 1951

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTTRENS

Assistant de zoologie

au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

*Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée  
générale de la Société zoologique suisse, tenue à Zurich,  
les 17 et 18 mars 1951*

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1951



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 58. En cours de publication.

	Pages
N° 1. E. GERBER. Über die Rinder-Reste aus den keltisch-römischen Niederlassungen der Engelhalbinsel bei Bern . . . . .	1
N° 2. H. BURLA. Systematik, Verbreitung und Oekologie der <i>Drosophila</i> -Arten der Schweiz. Mit 46 Textabbildungen und 17 Tabellen . . . . .	23
N° 3. A.-M. DU BOIS. Etude expérimentale du phénomène de colloïdopexie chez les Actinies ( <i>Cœlenterata</i> ). Avec 1 figure dans le texte et la planche 1 . . . . .	177
N° 4. R. MATTHEY. La formule chromosomique de <i>Microtus orcadensis</i> Millais. Remarques méthodologiques et discussion critique. Avec 5 figures dans le texte . . . . .	201
N° 5. Ralph. GANDER. Experimentelle und oekologische Untersuchungen über das Schlüpfvermögen der Larven von <i>Aedes aegypti</i> L. Mit 21 Textabbildungen und 34 Tabellen . . . . .	215
N° 6. Rudolf GÖHRINGER. Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel ( <i>Turdus merula</i> L.) und beim Star ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.). Mit 47 Textabbildungen . . . . .	279
N° 7. H.-A. GUÉNIN et M. SCHERLER. La formule chromosomiale du Doryphore. <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Stal. Avec 19 figures dans le texte . . . . .	359
N° 8. Ch. JOYEUX et Jean-G. BAER. Le genre <i>Gyrocotyle</i> Diesing, 1850 (Cestodaria). Avec 6 figures dans le texte . . . . .	371
N° 9. P. BASILEWSKY. Descriptions préliminaires des <i>Carabidae</i> nouveaux recueillis par le Dr A. Monard au Cameroun . . . . .	383
N° 10. S.-L. STRANEO. Descrizione preliminare delle nuove specie raccolte dal Dr Monard della Missione scientifica Svizzera nel Cameroun . . . . .	387
N° 11. A. BRETSCHER und P. TSCHUMI. Gestufte Reduktion von chemisch behandelten <i>Xenopus</i> -Beinen. Mit 1 Textabbildung und 1 Tabelle . . . . .	391
N° 12. S. ROSIN. Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante Pearl (Pl) von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen . . . . .	398
N° 13. M. LÜSCHER. Über die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termit <i>Kaloterms flavicollis</i> Fabr. Vorläufige Mitteilung . . . . .	404
N° 14. R. GEIGY und U. RAHM. Beiträge zur experimentellen Analyse der Metamorphose von <i>Sialis lutaria</i> L. ( <i>Megaloptera</i> ). Mit 3 Abbildungen . . . . .	408
N° 15. R. GEIGY und E. ERNST. Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termitenarten im Hungerversuch. Mit 4 Tabellen . . . . .	414
N° 16. Heinrich MÜLLER. Zur Biologie von Hermelin ( <i>Mustela erminea</i> L.) und Mauswiesel ( <i>Mustela nivalis</i> L.). Mit 3 Abbildungen . . . . .	421
N° 17. Adolf PORTMANN. Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger . . . . .	427
N° 18. E. DOTTRENS. Le Lavaret du lac d'Aiguebelette. Avec 3 tabelles . . . . .	435

(Voir suite page 3 de la couverture)

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève



---

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN  
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN ZÜRICH DEN 17. UND 18. MÄRZ 1951

COMMUNICATIONS FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA  
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A ZÜRICH LES 17 ET 18 MARS 1951

---

N<sup>o</sup> 11. **A. Bretscher** und **P. Tschumi**. — Gestufte  
Reduktion von chemisch behandelten *Xenopus*-  
Beinen. (Mit 1 Textabbildung und 1 Tabelle).

(Aus der zoophysiologischen Abteilung des Zoologischen Instituts der  
Universität Bern.)

1. EINLEITUNG.

Die Entwicklung der Gliedmassen der Wirbeltiere beginnt mit der Bildung einer rundlichen, bald länglich werdenden Blastemknospe. Die Weiterentwicklung solcher Knospen lässt sich mit anti-mitotischen Stoffen beeinflussen und auf diese Weise wenigstens teilweise analysieren.

BRETSCHER (1947, 1949) behandelte Hinterbeinknospen von *Xenopus* lokal mit einer verdünnten Lösung von Colchicin: Er legte auf die eine Knospe der narkotisierten Larve ein kleines Filtrierpapierstückchen auf, das mit der Colchicininlösung getränkt war. Die Behandlungsdauer betrug eine halbe Stunde.

Das Colchicin stoppt in derart behandelten Knospen vorerst sämtliche Mitosen, und später gehen zahlreiche Zellen des Blastems zugrunde. Dieses wird dadurch verkleinert. Nachdem im Blastem von neuem Mitosen aufgetreten sind und die normale Zelldichte wiederhergestellt ist, nimmt die verkleinerte Knospe ihre nun verspätete Entwicklung wieder auf.

Entgegen jeder Erwartung entstehen aus den verkleinerten Knospen nicht harmonisch verkleinerte Beine, sondern Beine mit ungleich stark verkürzten oder überhaupt mit fehlenden Abschnitten. Es neigen dabei gewisse Abschnitte, insbesondere Zehen, eher zum Ausfall als andere: Die erste Zehe ist die empfindlichste; sie fällt bei Reduktion des Beins zuerst aus. Es folgen dann nach ihrer Ausfallhäufigkeit geordnet die zweite, die fünfte, die dritte und die vierte Zehe und zuletzt die Teile des Beinstamms.

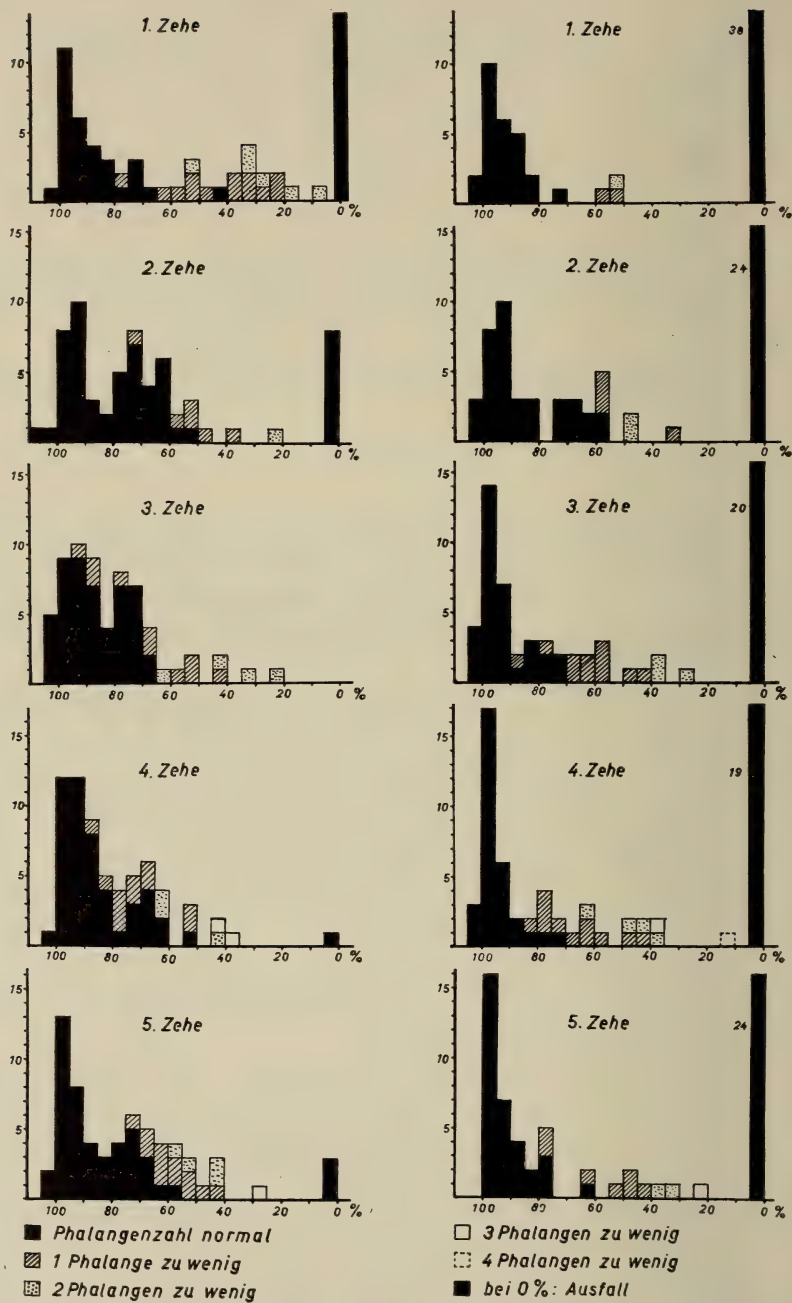


FIG. 1.

Später hat TSCHUMI mit derselben Methode ebenfalls Hinterbeinknospen von *Xenopus* mit dem Senfgas Methyl-bis-(beta-chloroethyl)-amin (Biclaetham) behandelt. Dieser Stoff hat eine ähnliche, wenn auch stärkere Wirkung wie das Colchicin: Aus den behandelten Knospen entstehen häufig ebenfalls unharmonisch reduzierte Beine, sehr oft mit fehlenden Zehen.

Die einzelnen Beinteile werden nach der Metamorphose gemessen. Der Reduktionsgrad der behandelten Abschnitte wird durch ihre prozentuale Länge, bezogen auf die Länge des entsprechenden Abschnitts auf der unbehandelten Seite, ausgedrückt (BRETSCHER 1947, 1949).

## 2. REALISATIONSTUFEN DES BEINS UND MINIMALGRÖSSE DER ZEHENANLAGEN

Bei einer graphischen Zusammenstellung sämtlicher ermittelten Werte fiel folgende Tatsache auf: Die einzelnen Abschnitte des behandelten Beins und insbesondere die Zehen können wohl verschieden stark verkürzt sein; stark verkürzte Zehen sind aber viel seltener als schwach verkürzte oder dann überhaupt fehlende Zehen. Die graphische Darstellung bringt dies am Anschaulichsten zum Ausdruck. (Fig. 1.)

Diese Häufung einerseits von normalen oder bloss schwach verkürzten Zehen und andererseits von Ausfällen kann nicht auf eine ebensolche Häufung schwacher und starker Behandlungseffekte zurückgeführt werden: Die Behandlungsstärke schwankt in jeder Versuchsreihe dermassen, dass bei unserem Material schwache Behandlung ebenso häufig ist wie mittelmässige und ganz starke. Die beobachtete Verteilung weicht von einer gleichmässigen Verteilung, wie sie bei verschieden starker Behandlung zu erwarten wäre, merklich ab. Die Zehen behandelter Beine neigen offenbar dazu, entweder nur schwach verkürzt oder normal zu sein, oder

FIG. 1.

Verteilung der Häufigkeit verschieden stark reduzierter Zehen.

Abszisse: relative Länge der behandelten Zehen: 100% = normal, 0% = vollständig reduziert.

Ordinate: Anzahl der Zehen je Klasse von Reduktionsgraden.

Links: nach Colchicinbehandlung.

Rechts: nach Biclaethambehandlung.

dann vollständig auszufallen. Die graphische Darstellung zeigt deutlich, dass die Zahl verkürzter Zehen mit zunehmendem Reduktionsgrad rasch abnimmt, und dass Zehen unterhalb 50 bis 60% sehr selten sind.

Aus diesen Tatsachen geht hervor, dass durch eine chemische Behandlung der Blastemknospe keine beliebig starke Verkürzung von Beinabschnitten erzielt werden kann. Unterhalb einer bestimmten Minimalgrösse wird die Tendenz, vollständig reduziert zu werden, sehr gross.

Der Begriff dieser Minimalgrösse darf nun aber nicht absolut aufgefasst und auf ausgebildete Zehen bezogen werden. Beim Verfolgen der Entwicklung mit Biclaetham behandelter Beinknospen konnte Tschumi feststellen, dass die eben sichtbare Anlage einer Zehe sehr wahrscheinlich im Verhältnis zur Masse aller übrigen Anlagen nicht zu klein werden darf, also eine relative Minimalgrösse nicht unterschreiten darf <sup>1</sup>: Zu kleine Anlagen werden durch grössere und stärker wachsende Nachbarn auskonkurriert, indem sie entweder zurückgebildet werden oder mit dem Material des dominanten Konkurrenten verschmelzen <sup>2</sup>.

Stark reduzierte Zehen sind also wohl deshalb sehr selten, weil aus grossen konkurrenzfähigen Anlagen relativ grosse Zehen entstehen, und kleine Anlagen, die eine relative Minimalgrösse unterschreiten, sehr selten zu selbständiger Weiterentwicklung kommen.

Die Reduktion von Beinen nach Behandlung mit antimitotischen Stoffen ist somit einmal insofern gestuft, als in den meisten Fällen die Zehen entweder nur schwach verkürzt sind oder dann einfach fehlen. Dieser steile Uebergang von mässiger Reduktion zu vollständigem Ausfall bedingt zahlreiche Realisationsstufen des ganzen Beins, je nachdem ob eine, zwei oder mehrere Zehen ausfallen (vergl. LEHMANN 1948; BRETSCHER 1949).

### 3. REALISATIONSSTUFEN EINZELNER ZEHEN.

Etwas Analoges findet sich auch bei der Reduktion einzelner Zehen: Aus der graphischen Darstellung ist nämlich noch eine

---

<sup>1</sup> Selbstverständlich wird diese Minimalgrösse um einen Mittelwert streuen. Sie ist also nur statistisch aufzufassen.

<sup>2</sup> Auf die Bedeutung der physiologischen Konkurrenz bei Differenzierungsvorgängen hat erstmals SPIEGELMAN (1945) eindrücklich hingewiesen.



feinere Stufung ersichtlich. Die Häufigkeit der Zehen fällt mit zunehmendem Reduktionsgrad nicht gleichmässig ab; stellenweise nimmt sie sogar wieder etwas zu, und dadurch entstehen in der graphischen Darstellung kleinere oder grössere Gipfel.

Solche Gipfel sind nicht zufällig; sie treten bei sämtlichen untersuchten Beinabschnitten mehr oder weniger deutlich auf. Sie lassen die Existenz von Realisationsstufen auch bei der Reduktion einzelner Zehen vermuten.

Die Zehen sind ja nicht einheitliche Gebilde, sondern bestehen (bei *Xenopus*) aus 3 bis 5 Phalangen. Die schwach reduzierten Zehen besitzen fast durchwegs die normale Phalangenzahl. Wird aber die Reduktion stärker, dann nimmt die Zahl der Zehen mit normaler Phalangenzahl sehr rasch ab, und man gelangt in einen Reduktionsbereich, in welchem den meisten Zehen 1 Phalange fehlt. Die relativen Längen solcher Zehen häufen sich um einen Mittelwert herum, der vom Mittelwert der Zehen mit normaler Phalangenzahl statistisch gesichert abweicht.

Diese Zehen mit reduzierter Phalangenzahl stellen eine Realisationsstufe bei der Zehenreduktion dar. Sie drückt sich in der graphischen Darstellung durch einen kleineren Gipfel aus (Fig. 1).

Bei noch etwas stärkerer Verkürzung der Zehen gelangt man in einen weiteren Bereich, in welchem sich, allerdings in geringerer Anzahl, Zehen mit 2 fehlenden Phalangen häufen. Auch ihre Länge streut um einen Mittelwert, der von demjenigen der Zehen mit einer Phalange zu wenig statistisch gesichert abweicht. Sie bilden eine zweite Realisationsstufe bei ziemlich starker und deshalb seltener vorkommender Zehenreduktion.

Mit noch weiter gehender Verkürzung ist der Ausfall von 3 und schliesslich von 4 Phalangen verbunden. Dies kommt allerdings nur für Zehen in Betracht, die mehr als 3 und 4 Phalangen besitzen, also für die dritte (4), die vierte (5) und die fünfte (4). (Die erste und die zweite Zehe haben je 3 Phalangen.) Da zudem stark verkürzte Zehen sehr selten sind, wird man hier nur wenige Fälle solcher 3. und 4. Realisationsstufen vorfinden.

Die Reduktion einer Zehe erfolgt somit nicht gleichmässig. Sie führt über wohl definierte Realisationsstufen, die durch den sukzessiven Ausfall von Phalangen bedingt sind. Offenbar stehen die einzelnen Phalangen einer Zehe unter sich in einem analogen

Konkurrenzverhältnis wie die einzelnen Zehen: Materialmangel hat die Unterdrückung eines oder mehrerer Konkurrenten zur Folge und nicht harmonische Reduktion des ganzen Organs.

Der Ausfall von Phalangen vermag jedoch die feinere Stufung der graphischen Darstellung nicht restlos zu erklären. Auch die Zehen mit normaler Phalangenzahl zeigen bei Zunahme des Reduktionsgrades nach anfänglicher rapider Abnahme ihrer Häufigkeit eine nochmalige kleinere Häufung. Da diese bei sämtlichen Zehen und auch bei den Teilen des Beinstamms vorkommt, kann sie nicht dem Zufall zugeschrieben werden<sup>1</sup>. Zum Teil lässt sich diese Häufung darauf zurückführen, dass die betreffenden Zehen oft durch Verschmelzung zweier Anlagen entstanden sind. Solche Fälle sind nämlich im Bereich des Gipfels gehäuft. Es scheinen jedoch noch weitere, bis anhin unbekannte Faktoren beteiligt zu sein.

#### 4. UNTERSCHIEDE ZWISCHEN COLCHICIN- UND BICLAETHAMWIRKUNG.

Die bisher besprochene gestufte Reduktionsart ist sowohl für Colchicin- wie für Biclaethambehandlung typisch. Die Reaktionen auf beide Substanzen scheinen aber doch feinere Unterschiede aufzuweisen. Deutlich ist dies hauptsächlich einmal bei der ersten Zehe: Nach Colchicinbehandlung entstehen hier relativ mehr mässig und stark reduziert Zehen als nach Biclaethambehandlung. Dementsprechend sind bei den Colchicinbeinen erste Zehen mit fehlenden Phalangen relativ häufiger als bei den Biclaethambeinen. Dieser Unterschied ist für die Werte der ersten Zehe statistisch gesichert. Bei den übrigen Zehen ist er allerdings nicht so deutlich oder überhaupt nicht feststellbar. Wir müssen daher bei dessen Bewertung noch vorsichtig sein.

Aus der graphischen Darstellung ist noch folgender Unterschied ersichtlich: Wir haben bereits festgestellt, dass auch die Zehen mit normaler Phalangenzahl eine zweite kleinere Häufung bei 70 bis 80% aufweisen. Diese Häufung ist nach Colchicinbehandlung viel

---

<sup>1</sup> Für die 2. Zehe der Colchicintiere wurde eine statistisch wesentliche Kurtosis nachgewiesen. Bei den andern Zehen wird der zweite Gipfel der Verteilungskurve durch die Nähe und Ungleichheit der beiden Gipfel derart maskiert, dass er rechnerisch nicht oder höchstens als Schiefe nachzuweisen ist.

ausgeprägter als nach Bicolaethambehandlung, wo die Zehen mit normaler Phalangenzahl meist nur schwach reduziert sind.

Diese Unterschiede deuten auf etwas verschiedene Wirkungsweise beider Antimitotika.

### 5. ZUSAMMENFASSUNG.

Nach Behandlung einer undifferenzierten Beinknospe mit anti-mitotischen Stoffen entstehen Beine verschiedener Realisationsstufen:

a) Als Folge der relativen Minimalgrösse der Zehenanlagen entstehen Beine mit reduzierter Zehenzahl, wobei die vorhandenen Zehen meist nur schwach verkürzt sind.

b) Aus Zehenanlagen, die stärker reduziert sind, entstehen, insofern sie dadurch nicht ausfallen, Zehen, deren Phalangenzahl je nach Reduktionsgrad mehr oder weniger stark vermindert ist.

Diese Ergebnisse gestatten es, Schlüsse zu ziehen auf Dominanz- und Konkurrenzeffekte bei der Entwicklung von Organgestalten.

#### *Zusammenstellung des Materials.*

Zehen	Colchicin					Bicolaetham				
	I.	II.	III.	IV.	V.	I.	II.	III.	IV.	V.
Phalangenzahl 5	—	—	—	48	—	—	—	—	31	—
4	—	—	50	11	44	—	—	33	11	33
3	31	49	10	3	12	26	37	11	4	7
2	13	6	4	2	4	2	4	3	1	2
1	6	1	0	0	1	1	2	0	1	1
Totalreduktion	14	8	0	1	3	38	24	20	19	24
Anzahl Tiere	64					67				

Oberhalb der dicken Linien: Zehen mit normaler Phalangenzahl.

## LITERATUR

1947. BRETSCHER, A. *Reduktion der Zehenzahl bei Xenopus-Larven nach lokaler Colchicin-Behandlung*. Rev. Suisse de Zool. 54, p. 273-79.
1949. — *Die Hinterbeinentwicklung von Xenopus laevis Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchicin*. Rev. Suisse de Zool. 56, p. 33-96.
1948. LEHMANN, F. E. *Realisationsstufen in der Organogenese als entwicklungsphysiologisches und genetisches Problem*. Arch d. Julius Klaus-Stiftung. Bd. XXIII, p. 568.
1945. SPIEGELMAN, S. *Physiological competition as a regulatory mechanism in morphogenesis*. Quart. Rev. Biol. 20, p. 121-146.

N<sup>o</sup> 12. **S. Rosin**, Bern. — Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante Pearl (Pl) von *Drosophila melanogaster*. (Mit 3 Textabbildungen.)

(Zoologisches Institut der Universität Bern.)<sup>1</sup>

Die spontan aufgetretene Mutante Pearl (Pl) ist dominant und homozygot letal. Das Gen liegt im II Chromosom ungefähr bei Lokus 10. Genauere genetische Angaben folgen später. Von den Homozygoten ist bisher nur bekannt, dass sie erst nach der Verpuppung absterben<sup>2</sup>. Die nachstehende Mitteilung bezieht sich nur auf die Heterozygoten.

## DER PHÄNOTYPUS.

Pearl manifestiert sich an den Flügeln, den Augen und am Borstenmuster (Abb. 1). Die Flügel enthalten perlenartige Knoten. Oft ist der Flügelrand an verschiedenen Stellen ausgeschnitten,

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Hilfe der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der bernischen Hochschule.

<sup>2</sup> Herr B. TSCHANZ hat dies im Rahmen des Praktikums für Vorgerückte nachgewiesen.



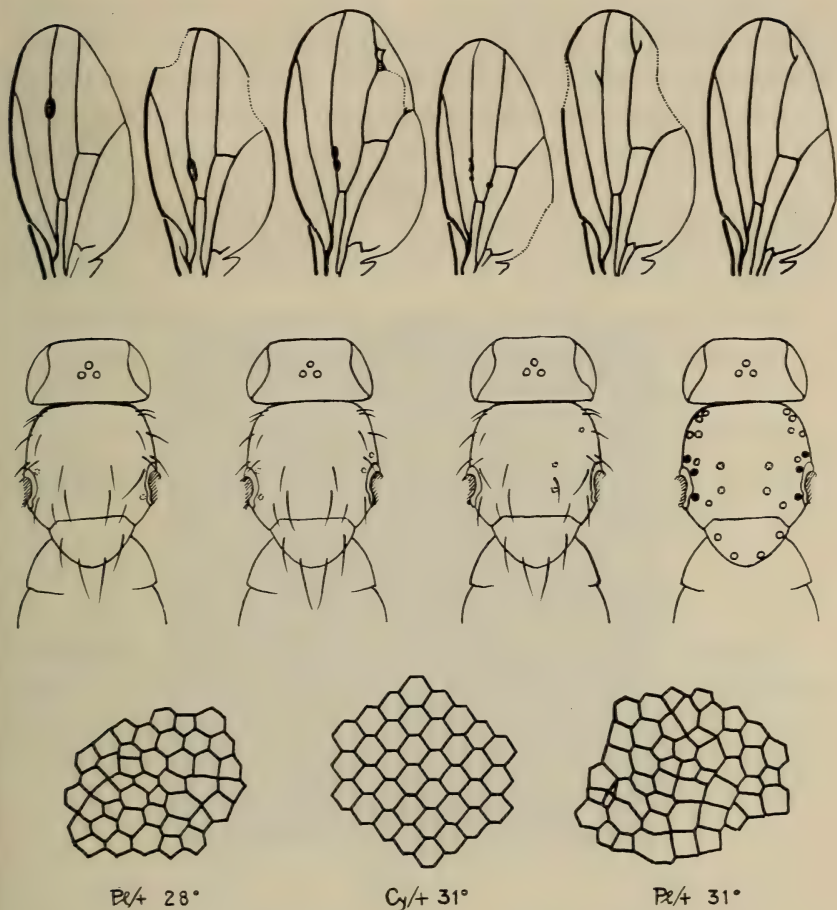


ABB. 1.

Der Phänotypus von  $Pl/+$ .

Oben: Flügel. 28°. Verschiedene Expressivitätsgrade.

Mitte: Borstendefekte bei 27°. Die Orte der fehlenden Thorakalborsten sind punktiert angegeben. Rechts aussen: Schwarze Punkte: diese Borsten fehlen mit 25—40%. Punkte mit Kreuz: 5—15% Ausfall. Leere Kreise: weniger als 5% Ausfall. Beim dritten Tier von links hat sich anstelle der beiden rechten Dorsozentralborsten nur eine in der Mitte entwickelt.

Unten: Augenfazetten. In der Mitte zum Vergleich ein Stück eines normalen Auges.

und die Adern zeigen Verzweigungen und Deltabildungen. Wie bei vielen andern Flügelmutanten entstehen auch hier oft grosse, mit Flüssigkeit gefüllte Blasen. Diese Merkmale können einzeln oder

in allen möglichen Kombinationen zu sehen sein. Die Augen sind kleiner als normal und unregelmässig gebaut. Auf dem Thorax fehlen meistens einige Borsten. Die Ausfallhäufigkeit ist für die einzelnen Borsten sehr verschieden. Die Humeralborsten, die vorderen Notopleural- und die vorderen Supraalarborsten fehlen fast nie (1%). Am häufigsten fallen dagegen die hinteren Notopleural-, hinteren Supraalar- und unteren Postalarborsten aus. (Abb. 1, schwarze Punkte) Mindestens eine dieser drei Borsten fehlt bei 80—90% aller Pl-Fliegen.

Die Anzahl der fehlenden Borsten des Thorax verteilte sich auf 135 Pl-Fliegen, die sich bei 27° entwickelt hatten, wie folgt:

Zahl der fehlenden Borsten	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Zahl der Fliegen	6	15	45	34	20	7	4	2	0	2

Bei dieser Temperatur zeigen nur 6 von 135 Pl-Fliegen, also etwa 5%, keine Borstendefekte.

#### DER EINFLUSS DER ZUCHTTEMPERATUR.

Die oben geschilderten Merkmale gelten für eine Entwicklungstemperatur von 27°—28° C. Bei 18° jedoch sind die Pl-Fliegen vom Wildtyp nicht mehr zu unterscheiden. Für die Ausbildung der Flügelperlen konnte folgender Rückgang der Penetranz mit abnehmender Temperatur festgestellt werden:

Temperatur	Fliegen mit Perlen in mindestens einem Flügel	Beobachtete Tiere
31°	100%	58
28°	99,3%	147
27°	99,6%	494
25°	89%	187
22°	10%	226
18°	0%	73

Mit der Abnahme der Penetranz nimmt auch die Expressivität ab. Bei 22° sind die nur noch selten auftretenden Flügelperlen meist nur sehr klein. Eine entsprechende Abnahme des Manifestationsgrades zeigt sich an der mittleren Zahl der fehlenden Borsten:

Temperatur . . . . .	31°	28°	27°	25°	22°	18°
Mittlere Zahl der fehlenden Borsten .	3,4	2,6	2,8	2,3	1,8	0,01

Werden Borsten- und Flügelmerkmale zusammen betrachtet, so ist bei einer Temperatur von  $27^{\circ}$  oder mehr die Mutante Pl vollständig dominant. Unter  $18^{\circ}$  bleibt jedoch nur noch die rezessive Letalwirkung übrig.

#### DIE FLÜGELPERLEN.

Die Perle besteht aus einem inversen Bläschen aus Flügel-epithel. Die für die Flügeloberfläche charakteristischen Kutikular-

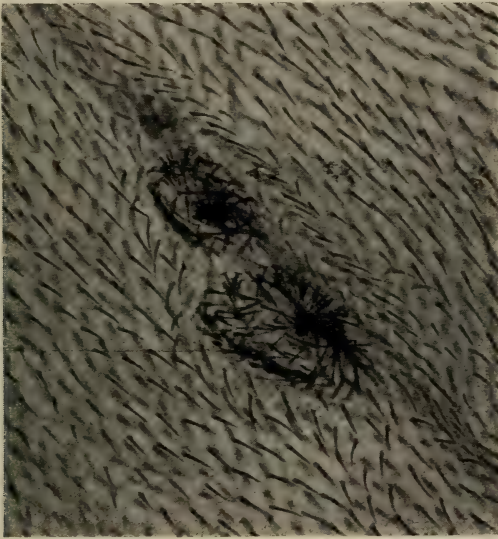


Abb. 2.

Zwei mittel-grosse Flügelperlen in der Nähe der im Bild diagonal verlaufenden 3. Längsader. Die Härchen der obern Flügellamelle sind scharf eingestellt, diejenigen der untern Lamelle sind undeutlich sichtbar. Im Bereich der stark vorgewölbten Perlen sind die Härchen des bedeckenden Flügelepithels nicht zu sehen.  $270\times$ .

härchen sind in der Perle nach innen gerichtet (Abb. 2). Die Perle liegt zwischen den beiden Flügellamellen eingeschlossen. Diese sind an der betreffenden Stelle vollständig intakt und normal behaart.

Ueber die Entstehung der Perlen kann vorläufig Folgendes mitgeteilt werden: (Abb. 3) In den Imaginalscheiben der Flügel der verpuppungsreifen Pl-Larven sind viele pyknotische Kerne zu sehen. Sie werden gegen die Innenseite der zukünftigen Flügeltasche abgeschoben. Diese vertieft sich während den zwei ersten



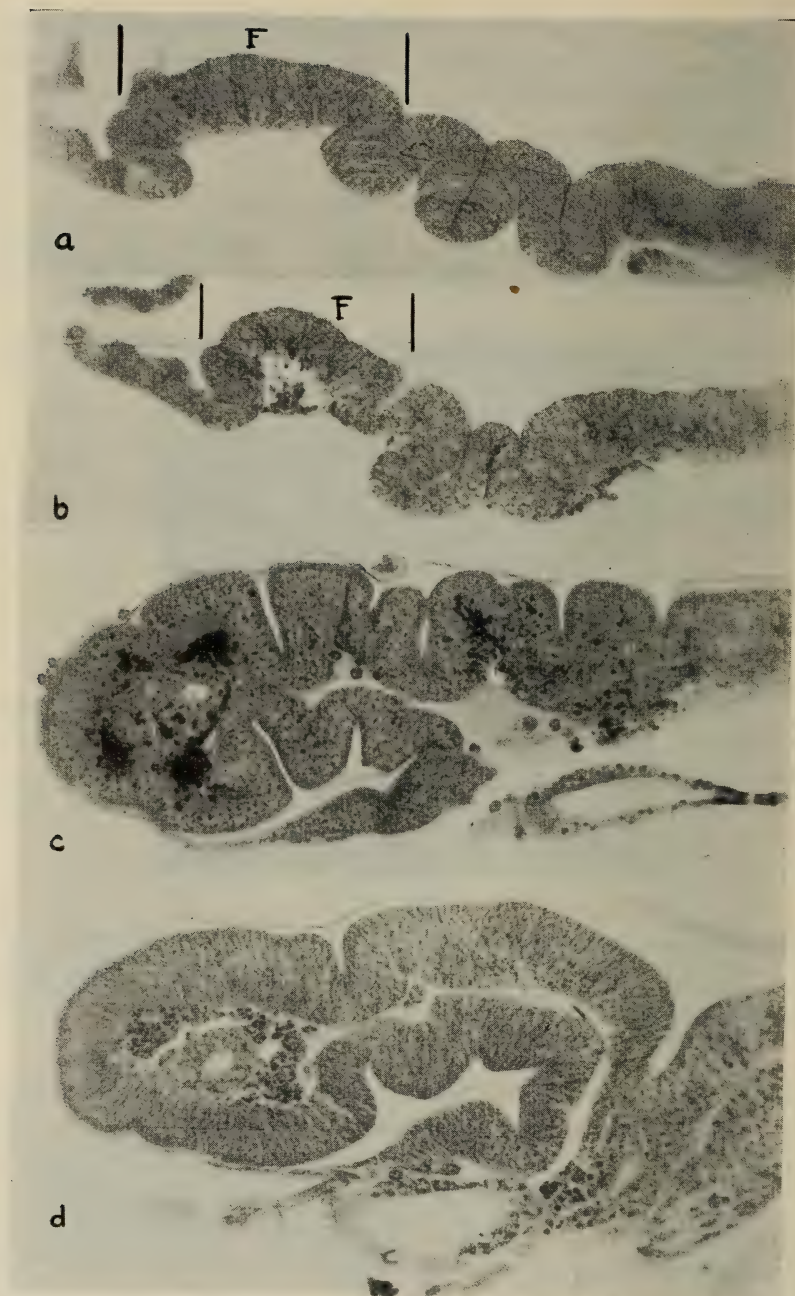


FIG. 3.



Stunden nach Verpuppungsbeginn stark. Einige vitale Zellkomplexe der innern Region werden zu dieser Zeit durch die abgestorbenen Zellmassen von dem übrigen Blastem isoliert. Schon drei Stunden nach der Verpuppung haben sie sich zu einer inversen Hohlkugel organisiert aus welcher die Perle hervorgeht (Abb. 3, *c*, *d*). Diese liegt meistens im zentralen Bereich des Flügels, kann aber gelegentlich auch stark randlich oder nach der Flügelspitze hin verschoben sein.

#### DIE GEMEINSAME URSACHE DER PLEIOTROPIE.

Der oben beschriebene teilweise Zellzerfall beschränkt sich nicht auf den Flügelteil der sogenannten „Flügelscheibe“, sondern findet auch im Thoraxteil statt, was die Borstenausfälle erklärt. Pyknotische Kerne sind jedoch auch in der Augenscheibe, sowie in allen andern Imaginalscheiben und in den imaginalen Bereichen des Gehirns festzustellen. Warum nur bei einzelnen Organen ein später gut sichtbarer Effekt entsteht, bleibt noch zu untersuchen.

Die Pearl-Fliegen leiden an einer Zellkrankheit, welcher aber bei einer Zuchttemperatur von höchstens 28° C regelmässig nur ein Teil der imaginalen Zellen zum Opfer fällt. Dies geht aus dem Vergleich der Vitalität von *Pl/+* und *Cy/+* hervor, die bei 22°–28° keine Unterschiede zeigt. Dieser genetisch bedingte teilweise Zellzerfall führt zu ähnlichen Teildefekten, wie sie WADDINGTON<sup>1</sup> durch Anwendung von Röntgenstrahlen erzielt hat. Daher verspricht diese Mutante bei weiterer Analyse Aufschlüsse über den noch wenig bekannten Ablauf der Determination und über die Regulationsfähigkeit in den verschiedenen imaginalen Bereichen.

<sup>1</sup> 1942. Nature 1949.

#### ABB. 3.

Längsschnitte durch isolierte Flügelimaginalscheiben. 270×.

- a*) Verpuppungsreife Larve von „wild“.
- b*) Verpuppungsreife Larve von *Pl/+*, etwas weiter entwickelt als bei *a*. Der Bereich *F* bildet die Flügeltasche, in welcher eine Masse pyknotischer Kerne liegen. Im übrigen Teil sind nur wenige Pyknosen zu sehen.
- c*) 3 Stunden nach der Verpuppung. Die Flügeltasche hat sich stark nach links entwickelt. An ihrer Spitze sind vier grosse pyknotische Bereiche (schwarz) entstanden, die einen zentralen vitalen Zellkomplex umschliessen. Ein Teil davon bildet eine Hohlkugel, die zur Flügelperle wird.
- d*) Vier Stunden nach der Verpuppung. Ähnlich wie *c*, aber pyknotische Zellen zum grössten Teil nach innen abgestossen.

N<sup>o</sup> 13. **M. Lüscher**, Basel. — Über die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termitenart *Kaloterme flavicollis* Fabr. (Vorläufige Mitteilung)

(Schweizerisches Tropeninstitut, Basel.)

Das Problem der Entstehung der verschiedenen Kasten bei Termiten ist heute noch sehr umstritten. Es war deshalb eine verlockende Aufgabe, die Faktoren zu analysieren, die für die Entstehung einer bestimmten Kaste verantwortlich sind. Für diese Analyse wurde die Kaste der Ersatzgeschlechtstiere der südeuropäischen Termitenart *Kaloterme flavicollis* Fabr.<sup>1</sup> gewählt.

Dass für diese Analyse gerade Ersatzgeschlechtstiere gewählt wurden, hat seinen Grund darin, dass diese mit grosser Regelmässigkeit dann und nur dann entstehen, wenn die in der Kolonie vorhandenen Geschlechtstiere entfernt werden. Die Ersatzgeschlechtstiere unterscheiden sich äusserlich nur sehr wenig von Larven und Nymphen. Im Gegensatz zu diesen haben sie mehr oder weniger gut erkennbare, pigmentierte Augen, und ihr Integument ist mehr oder weniger stark gelblich oder bräunlich gefärbt. Ihre Geschlechtsorgane sind vollkommen ausgebildet und funktionell. Man hat deshalb die Ersatzgeschlechtstiere oft als neotene Larven aufgefasst (GRASSI und SANDIAS). Das Ersatzgeschlechtstier ist aber ein typisches Endstadium der Entwicklung. Die Ersatzgeschlechtstiermerkmale treten bei einer Häutung in Erscheinung (GRASSÉ und NOIROT). Der Verlauf dieser Häutung ist anders als derjenige einer normalen Häutung, und sie ist immer mit einer Regression verbunden: die Kopfbreite wird verkleinert und vorhandene Flügelanlagen werden verkürzt. Das Ersatzgeschlechtstier häutet sich nicht mehr und kann keine rückläufige Entwicklung

<sup>1</sup> Diese Analyse wurde 1948 im „Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés“ in Paris begonnen. Dem Leiter dieses Instituts, Herrn Prof. P.P. GRASSÉ möchte ich für seine Gastfreundschaft und für viele Ratschläge und Anregungen meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Die Termiten wurden teils anlässlich eines Aufenthaltes am Laboratoire Arago in Banyuls sur mer gesammelt, teils wurden sie mir von dort zugesandt. Hierfür möchte ich dem Leiter des Laboratoire Arago, Herrn Prof. G. PETIT, herzlich danken.

mehr durchmachen. Seine Entwicklung ist endgültig abgeschlossen und es kann deshalb als adult angesprochen werden. Man kann also mit Recht von der Kaste der Ersatzgeschlechtstiere reden.

Wenn man in einer Kolonie die vorhandenen Geschlechtstiere (König und Königin) entfernt, so treten meist 8—10 Tage später die ersten Ersatzgeschlechtstiere auf. In den folgenden Tagen entstehen noch einige weitere Ersatzgeschlechtstiere, doch hört ihre Produktion etwa 10 Tage nachdem ein Männchen und ein Weibchen vorhanden sind, auf. Die überzähligen Ersatzgeschlechtstiere werden eliminiert. Sie nehmen keine Nahrung zu sich, beginnen zu kränkeln und werden bald aufgefressen. Immer bleibt nur ein Pärchen in der Kolonie erhalten und solange Männchen und Weibchen zusammen vorhanden sind, entstehen keine neuen Ersatzgeschlechtstiere. Die Elimination der überzähligen Ersatzgeschlechtstiere verläuft unabhängig von ihrer Entstehung, und wir können sie deshalb vorläufig ausser Betracht lassen.

Das Entstehen von Ersatzgeschlechtstieren ist abhängig vom Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Geschlechtstieren. Vorhandene Geschlechtstiere verhindern die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren, allerdings nur wenn sie paarweise vorhanden sind. Ist nur ein einzelnes Geschlechtstier vorhanden, so entstehen Ersatzgeschlechtstiere beiderlei Geschlechts, genau so, wie wenn kein Geschlechtstier vorhanden wäre. Von den paarweise vorhandenen Geschlechtstieren geht also eine Hemmwirkung aus, die andere Tiere daran verhindert, sich zu Ersatzgeschlechtstieren zu entwickeln. Manchmal genügt es aber, ein Geschlechtstier während 24 Stunden von einer Kolonie zu isolieren, um nach 8—14 Tagen Ersatzgeschlechtstiere entstehen zu lassen. Das Fehlen der Hemmwirkung während 24 Stunden genügt also zur Determination von Ersatzgeschlechtstieren und diese Determination ist irreversibel.

Nicht immer entstehen die Ersatzgeschlechtstiere bald nach der Elimination der Geschlechtstiere. Es sind also nicht zu jeder Zeit Larven oder Nymphen vorhanden, die bereit sind, auf das Fehlen der Hemmwirkung zu reagieren. Die Larven sind nicht immer reaktionsbereit. Um zu ermitteln, welche Larven und Nymphen in Bereitschaftszustand sind, wurden Markierungsversuche angestellt. Es wurden in einigen Kolonien alle Larven und Nymphen markiert und das Verhalten sämtlicher Individuen während mehr als einem Jahr täglich kontrolliert. Diese Untersuchung hat erge-



ben, dass nur ältere Larven, die mindestens das 7. Stadium und eine Kopfbreite von mindestens 1,07 mm erreicht haben, sowie alle Nymphen sich zu Ersatzgeschlechtstieren umwandeln können.

Auch die älteren Larven und Nymphen sind jedoch nicht zu jeder Zeit bereit, sich zu Ersatzgeschlechtstieren umzuwandeln. Dies ergibt sich aus der Dauer der Häutungsintervalle. Das Häutungsintervall beträgt für die in Frage kommenden Larven und Nymphen durchschnittlich 83,7 Tage mit Extremwerten von 40 und 158 Tagen. Ersatzgeschlechtstierhäutungen traten durchschnittlich 29,5 Tage nach einer gewöhnlichen Häutung ein, mit Extremwerten von 12 und 58 Tagen. Die Ersatzgeschlechtstierhäutung ist also nicht etwa eine modifizierte gewöhnliche Häutung, sondern eine induzierte Häutung. Die kritische Phase der Reaktionsbereitschaft liegt etwa zwischen 10 und 30 Tagen nach der Häutung. Da das normale Häutungsintervall ganz erheblichen Schwankungen unterworfen ist, dürfen wir auch ähnliche Schwankungen für die Zeit der kritischen Phase annehmen und somit dürfte die Dauer der kritischen Phase im Einzelfall recht kurz sein. Die Existenz dieser Bereitschaftsphase wird dadurch bestätigt, dass es uns nun möglich ist, vorauszusagen, welche Larven und Nymphen sich nach Entfernung der Geschlechtstiere verwandeln werden. Wenn die Vorgeschichte der Kolonie genau bekannt ist, lässt sich diese Prognose mit 80% Sicherheit stellen.

Man kann sich nun fragen, wie es möglich ist, dass die in Bereitschaft befindlichen Larven und Nymphen durch das Vorhandensein von Geschlechtstieren in ihrer Geschlechtsentwicklung gehemmt werden. Viele Autoren (GRASSI, GOETSCH u. a.) haben angenommen, dass nach dem Ausfallen der Geschlechtstiere besondere Larven mit Speichel gefüttert werden, und dass diese dadurch zu Ersatzgeschlechtstieren determiniert werden. Nachdem aber GRASSÉ und NOIROT gezeigt haben, dass zwei zusammen isolierte Larven zu Ersatzgeschlechtstieren werden können, müssen wir annehmen, dass die Determination der Ersatzgeschlechtstiere nicht nahrungsbedingt ist.

Es scheint deshalb von den Geschlechtstieren eine direkte physiologische Wirkung auf die Larven in Bereitschaftszustand auszugehen. Für die Art dieser Hemmwirkung sehen wir vorläufig zwei Möglichkeiten. Die Geschlechtstiere könnten einen wirksamen Stoff abgeben, der von Larven und Nymphen aufge-



nommen wird, und der bei ihnen in irgend einer Weise die Geschlechtsentwicklung hemmt (PICKENS), oder die sinnesmässige Wahrnehmung der Geschlechtstiere bewirkt auf zentral-nervösem oder neurohumoralem Weg die Hemmung der Geschlechtsentwicklung (GRASSÉ und NOIROT).

Um zu entscheiden, welche Art der Hemmwirkung in Frage kommt, wurde ein Nest konstruiert, das durch ein feines Gitter in zwei Abteile unterteilt war. Die Maschenweite des Gitters wurde so gewählt, dass sich die Tiere bequem durch das Gitter hindurch mit den Antennen abtasten konnten. Es sollte also eine sinnesmässige Wahrnehmung der Geschlechtstiere durch das Gitter hindurch möglich sein, ein Stoffaustausch aber nicht. Aus der gleichen Kolonie wurden dann in das eine Abteil die Geschlechtstiere mit 20 Larven, in das andere nur 20 Larven gebracht. Während der ganzen Versuchszeit haben sich die Tiere durch das Gitter hindurch sehr häufig abgetastet. Die geschlechtstierlose, verwaiste Kolonie entwickelt sich nun so, wie wenn sie unabhängig wäre, d.h. es entstehen Ersatzgeschlechtstiere. Der Antennenkontakt allein genügt also nicht, um die Bildung von Ersatzgeschlechtstieren zu verhindern. Bei einigen Versuchen ist es aber vorgekommen, dass alle entstandenen Ersatzgeschlechtstiere eliminiert wurden. Es entwickelten sich dann erneut Ersatzgeschlechtstiere, die ihrerseits wiederum eliminiert wurden, bis die verwaiste Kolonie derart dezimiert wurde, dass sie lebensuntüchtig wurde, und der Versuch abgebrochen werden musste. Für die Auslösung des Eliminationsmechanismus genügte also die Wahrnehmung der Geschlechtstiere mit Hilfe der Antennen. Obschon die Larven der verwaisten Kolonie mit Hilfe ihrer Antennen sinnesmässig das Vorhandensein von Geschlechtstieren auf der andern Seite des Gitters wahrgenommen haben, sind immer wieder Ersatzgeschlechtstiere entstanden. Die Verhinderung ihrer Entstehung bei Vorhandensein von Geschlechtstieren scheint also nicht auf einer sinnesmässigen Wahrnehmung derselben, sondern eher auf einer von den Geschlechtstieren ausgehenden stofflichen Hemmwirkung zu beruhen.

Zusammenfassend können wir festhalten: Jede Larve, die das 7. Stadium erreicht hat und jede Nymphe durchläuft kurze Zeit nach jeder Häutung eine kritische Phase, in der sie bereit ist, auf das Fehlen eines Faktors, der vom Vorhandensein eines Geschlechtstierpaares abhängig ist, mit der Entwicklung von Ersatzgeschlechts-

tiermerkmalen zu reagieren. Die Determination zum Ersatzgeschlechtstier kann zu dieser Zeit innert 24 Stunden endgültig erfolgen. Die Versuchsergebnisse weisen darauf hin, dass von den Geschlechtstieren eine stoffliche Wirkung ausgeht, durch die bei Larven und Nymphen im Bereitschaftszustand die Determination zum Ersatzgeschlechtstier verhindert wird.

---

N<sup>o</sup> 14. **R. Geigy** und **U. Rahm**, Basel. — Beiträge zur experimentellen Analyse der Metamorphose von *Sialis lutaria* L. (*Megaloptera*). (Mit 3 Abbildungen.)

Nach den Untersuchungen von DU BOIS und GEIGY dauert die Entwicklung von *Sialis lutaria* zwei Jahre. Im ersten Jahr finden 7, im zweiten Jahr 3 Larvenhäutungen statt. Nach einer Diapause von ca. 7 Monaten während des Winters, verlassen die reifen Larven unter Retraktion der Abdominalkiemen das Wasser, verpuppen sich am Ufer und entwickeln sich zu Imagines. Werden die Diapauselarven im Winter im Laboratorium in Zimmertemperatur gehalten, so metamorphosieren sie bereits 5 Monate früher als normal. Durch Schnürung unmittelbar hinter dem Kopf in diesem letzten, 10. Larvenstadium konnten GEIGY und OCHSÉ zeigen, dass isoliert nur Thorax und Abdomen zur Metamorphose befähigt sind, während die Köpfe larval bleiben.

Es war nun von Interesse zu erfahren, ob sich die Larven auch auf jüngeren Stadien nach Kopfschnürung hinter der Ligatur zu Puppen umwandeln können. Deshalb wurde eine Vergleichsserie hergestellt von Kopfschnürungen auf den Stadien 8, 9 und 10. Es zeigte sich, wie übrigens schon früher, dass die Operation im Allgemeinen desto schwerer ertragen wird, je jünger das Stadium ist. Die Erfahrung hat gezeigt, dass vor dem 10. Tage nach Kopfschnürung keine Metamorphose zu erwarten ist. Da deshalb über das Metamorphoseverhalten aller Individuen, die nach der Operation den 10. Tag nicht erreichen, nichts ausgesagt werden kann,

schien es angezeigt, prinzipiell diejenigen Individuen, die vorher eingingen, in der Statistik nicht zu berücksichtigen.

Es wurden geschnürt von:

Stadium 8 = 105 Individuen von denen 72 den 10. Tag erreichten;

Stadium 9 = 40 Individuen von denen 36 den 10. Tag erreichten;

Stadium 10 = 40 Individuen von denen 40 den 10. Tag erreichten.

Davon ausgehend lassen sich folgende Ergebnisse ableiten. Die Anzahl der in die Beobachtung einbezogenen Larven ist in Prozentsen angegeben.

	Stadium		
	8	9	10
Keine Metamorphoseanzeichen . . .	11,3%	14,3%	2,5%
Kiemenretraktion unvollkommen .	16,9%	14,3%	10,0%
Einsetzen der Metamorphose . . . (totale Kiemenretr. oder mehr)	71,8%	71,4%	87,5%

Es zeigt sich, dass bei den Stadien 8 und 9 durch Kopfschnürung die Hinterpartien ebenfalls zur Metamorphose angeregt werden können, allerdings bleiben die positiven Fälle um ca. 16% hinter denjenigen zurück, die bei Stadium 10 erreicht werden konnten. Die Kiemenretraktion war in allen drei Stadien durchschnittlich zwischen dem 14. und 18. Tag beendet.

Besonders interessant ist die Serie der Larven vom Stadium 8, da diese Tiere durch die Abschnürung des Kopfes bereits im Juni, d. h. beinahe ein Jahr vor der normalen Metamorphosezeit, zur Weiterentwicklung gebracht werden konnten. Diese geschnürten Larven überspringen also zwei Larvenhäutungen und die Winterdiapause. In dieser Serie häutete sich nur eine Larve und zwar 24 Stunden nach der Schnürung. Es war dies offenbar ein Individuum, das sich kurz vor dem Uebergang zu Stadium 9 befunden hatte, als es geschnürt wurde. Bei den Kontrolltieren traten die



weiteren, normalen Häutungen auf. Einige Tiere, bei denen die Metamorphose begann, starben, nachdem sich die Larvencuticula abgehoben hatte, da sie sich nicht von der Larvenhülle zu befreien vermochten. Bei den meisten Tieren konnte die abgehobene Cuticula mit der Pinzette abgelöst werden, dabei wurden jedoch meist die Extremitäten in Mitleidenschaft gezogen oder es bildeten sich Infektionsherde an der Schnürstelle. Abbildung 1 zeigt eine aus



ABB. 1.

Aus Stadium 8 durch Kopfschnürung erhaltene Puppe, 24 Stunden nach Abstreifen der Larvenhaut.

Stadium 8 gewonnene Puppe, welche die Larvencuticula selbst abstreifen konnte und sich zu einer normalen, aber kopflosen Puppe weiter entwickelte. Von der Puppencuticula konnte sie sich nicht befreien und ging vor dem Schlüpfen ein. Abgesehen vom Fehlen des Kopfes handelt es sich um ein vollständiges und normales Puppengebilde, das sich in charakteristischer Weise weiterentwickelte, indem unter der Puppencuticula eine Imago entstand (Abb. 2).

Angesichts dieser Ergebnisse fragt es sich, welche Organe des Kopfes für die Metamorphosehemmung nicht nur im letzten, sondern auch in früheren Larvenstadien, verantwortlich gemacht werden könnten. In Analogie zu Befunden bei anderen Insekten kommen in erster Linie in Frage: Das Cerebralganglion in der vor-



deren Kopfpartie, die dahinter gelegenen verschmolzenen Corpora cardiaca und die ganz im Kopfende beiderseits dem Oesophag anliegenden kleinen rundlichen Corpora allata (CAZAL 1948). Für die beiden ersten Organe besitzen wir nun folgende experimentellen Aufschlüsse:

1. Extirpation des Cerebralganglions auf Stadium 10 (bei 60 Individuen) hatte keinerlei Beschleunigung der Metamorphose



ABB. 2.

Schlüpfbereite Imago, hervorgegangen aus Puppe Abb. 1, die Puppencuticula ist mit der Pinzette abgelöst worden.

zur Folge, ebensowenig Gehirntransplantation in Hinterteile kopfgeschnürter Larven (25 Individuen).

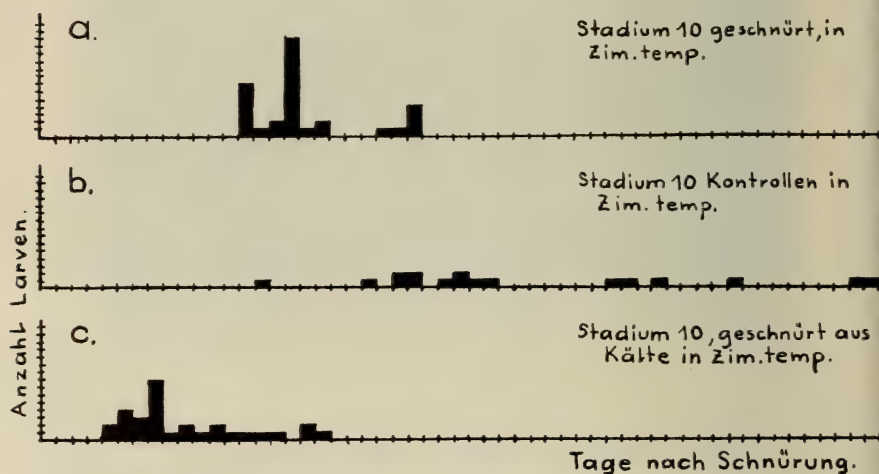
2. Extirpation der Corpora cardiaca auf Stadium 10 (bei 59 Individuen) wirkte ebenfalls nicht enthemmend.

Alle diese Eingriffe wurden von den meisten Larven gut ertragen und es blieben fast alle am Leben, bis die Metamorphose zum normalen Zeitpunkt eintrat. Die Tiere ohne Cerebralganglion konnten allerdings bei der Verpuppung die Larvenhaut nicht abstreifen, ein normales Funktionieren dieses Nervenzentrums scheint somit für eine erfolgreiche Häutung unentbehrlich zu sein. Das Fehlen

der Corpora cardiaca, in Gegenwart des Cerebralganglions, vermochte dagegen den Häutungsakt nicht zu beeinträchtigen.

Bezüglich der Corpora allata sind die Versuche noch nicht abgeschlossen, die Operation ist ziemlich schwierig und die Letalität der Versuchstiere gross. Immerhin legen die bisherigen Ergebnisse die Vermutung nahe, dass die Corpora allata die Metamorphose hemmen. Damit liessen sich auch die in der graphischen Darstellung (Abb. 3) zusammengestellten Beobachtungen deuten.

Abb 3



Werden Larven auf dem Stadium 10 kopfgeschnürt und in Zimmertemperatur (durchschnittlich 18° C.) gehalten, so verwandeln sie sich wie erwähnt durchschnittlich am 14.—18. Tag (a.). Die ungeschnürten Kontrollen dagegen weisen hinsichtlich des Metamorphoseeintritts eine viel stärkere Streuung, bis maximum 55 Tage, auf (b.). Werden dagegen kopfgeschnürte Larven bei 4° C. (Seetemperatur im Winter) gehalten, so tritt keine Verwandlung ein. Bringt man diese Larven nach längerer Zeit, z. B. nach 40 Tagen, in Zimmertemperatur, so erfolgt die Metamorphose auffallend rasch nach 5—8 Tagen (c.). Auf Grund der Annahme

eines von den Corpora allata ausgehenden Hemmstoffes ergäbe sich folgende Deutung:

Im Fall (a.) mussten im abgeschnürten Hinterteil zuerst die noch vorhandenen Hemmstoffe aufgebraucht werden, bevor die Metamorphose eintreten konnte. Im Fall (b.) steht der Organismus unter dem Einfluss des hemmstoffbildenden Kopfes, wodurch in den meisten Fällen der Metamorphosebeginn mehr oder weniger stark verzögert wird. Im Fall (c.) wurde während den 40 Tagen Kälte im Hinterteil der kopfgeschnürten Larven der meiste Hemmstoff verbraucht, sodass bei Eintritt von Zimmertemperatur relativ bald die Möglichkeit zum Metamorphosebeginn gegeben war.

Inwiefern hier die mögliche Existenz einer das Metamorphose-Geschehen regulierenden Prothoracaldrüse (FUKUDA, WILLIAMS u. a.) eine Rolle spielt, bleibt noch zu demonstrieren.

#### LITERATUR

1948. CAZAL, P. *Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes*. Bull. Biol. France et Belg. Suppl. XXXII.
1935. DU BOIS, A. M. und GEIGY, R. *Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria* L. Rev. Suisse zool., tome 42, n° 6.
1941. FUKUDA, S. *Role of the prothoracic gland in differentiation of the imaginal characters in the silkworm pupa*. Annot. Zool. Japon, 20.
1940. GEIGY, R. und OCHSÉ, W. *Versuche über die inneren Faktoren der Verpuppung bei Sialis lutaria* L. Rev. Suisse zool., tome 47, Suisse, n° 15.
1949. GEIGY, R. *Etude expérimentale de la métamorphose de Sialis lutaria* L. Bull. Biol. de France et de Belgique. Suppl. XXXIII.
1949. WILLIAMS, C. M. *The prothoracic glands of insects in retrospect and in prospect*. Biol. Bull. Vol. 97, n° 1.
-

Nº 15. **R. Geigy** und **E. Ernst**. — Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termitenarten im Hungerversuch. (Mit 4 Tabellen).  
(Schweizerisches Tropeninstitut Basel.)

EINLEITUNG.

Die verborgene Lebensweise der Termiten, sei es im Holz, in der Erde oder in selbstverfertigten Bauten, in denen sie von der Aussenwelt weitgehend abgeschlossen leben, lässt darauf schliessen, dass sie auf besondere mikroklimatische Bedingungen angewiesen sind. Dass dabei die Luftfeuchtigkeit eine wichtige Rolle spielt, zeigen Messungen in australischen Hügelbauten, in welchen stets über 92% relative Luftfeuchtigkeit (r. LF) herrscht (FYFE und GAY 1938), sowie Beobachtungen von GRASSÉ und NOIROT (1948) in Westafrika und von Geigy während der Trockenzeit in Tanganjika. Die Termiten verlassen dort im Verlauf dieser Periode die oberen Nestpartien, nähern sich dem Grundwasserspiegel und bringen auch von dort feuchte Erde und Wasser herauf. Es schien uns nun interessant, Termitenarten verschiedener Herkunft und von verschieden hoher sozialer Differenzierung auf ihre Lebensfähigkeit unter verschiedenen Feuchtigkeitsbedingungen zu untersuchen. Hiefür standen uns zur Verfügung Larven bzw. Arbeiter und Soldaten von

1. *Kaloterms flavicollis* F.: aus Rebstöcken und Micocoulier (Zirbelbaum, *Celtis australis*) von der südfranzösischen Mittelmeerküste;
2. *Reticulitermes lucifugus* R.: vom selben Fundort. Ihre Gänge stehen mit dem Erdboden in Verbindung. Beide Arten werden häufig zusammen, wenn auch in getrennten Gängen, in derselben Wurzel angetroffen.
3. *Nasutitermes* sp. (*arborum* ?): aus einem kugelförmigen Holzkarton-Nest, das Ende 1949 aus dem Urwald von Yapo (Elfenbeinküste) heimgebracht wurde. Diese Kolonien findet man an Bäumen und Lianen hoch über dem Erdboden, mit dem sie durch Galerien in Verbindung stehen.



In den vorliegenden Versuchen wollen wir nicht nachweisen, welche Feuchtigkeitsgrade die verschiedenen Termitenarten vorziehen. Bei freier Wahl in einer Feuchtigkeitsorgel suchen nämlich alle drei stets die höchste ihnen gebotene Sättigungsstufe (95-100% r. LF) auf; allerdings reagiert *Nasutitermes* schon innert 24, *Reticulitermes* innert 48 Stunden, *Kaloterme*s dagegen erst nach einigen Tagen. Hier geht es uns vielmehr um die Widerstandsfähigkeit der einzelnen Arten in verschiedenen Stufen.

Die Gründe, die uns veranlassten, die Versuchstiere nicht zu füttern, waren folgende: Einerseits ist es schwierig, jeder Art dasjenige Futter zu bieten, das — unter günstigen Umweltbedingungen — eine optimale Ernährung gewährleistet. Andererseits ist es uns bei *Nasutitermes* nicht gelungen, auch grössere Bruchstücke einer Kolonie (bis zu 200 Individuen) trotz Ernährung während längerer Zeit am Leben zu halten; Einzeltiere sterben sogar ebenso rasch wie ohne Futter. Bei *Kaloterme*s und *Reticulitermes* ist es zwar möglich, Kolonien mit nur wenigen Individuen zu züchten. Einzeln gehaltene *Reticulitermes* gehen trotz Nahrung ähnlich wie *Nasutitermes* rasch ein. *Kaloterme*s können im Einzelversuch bis zur Häutung durchhalten und verenden dann, weil sie die dabei verloren gehenden Darmsymbionten ohne Hilfe der Nestgenossen nicht ersetzen und so das gebotene Holz nicht mehr verdauen können. Aus diesen Erwägungen entschieden wir uns für den Hungerversuch, der zweifellos die einheitlichsten Bedingungen bietet.

Zur Feststellung der Lebensdauer wurden die Termiten entweder einzeln oder in Gruppen zu je 5 Tieren in kleine, senkrecht stehende Glastuben (10 × 40 mm) verbacht, welche offen in grösseren Gläsern den verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgraden ausgesetzt wurden. Die untersuchten Stufen von 0, 20, 35, 55, 75, 85 und 95% r. LF wurden dadurch erreicht, dass man den Boden dieser Gefässe mit übersättigten Salzlösungen überschichtet hatte (Buxton und Mellanby 1934). Ferner wurde die Lebensdauer auch in vollkommen wasserdampfgesättigter Luft untersucht, wobei jedoch infolge von Kondenswasserbildung und Ertrinken der Versuchstiere keine brauchbaren Ergebnisse erzielt werden konnten. Alle Versuche fanden in einem klimatisierten Raum bei einer konstanten Temperatur von 26° C statt. Bei 15 von 29 Versuchen wurde das Anfangsgewicht der Termiten, ihr Endgewicht nach Todeseintritt

und ihr Trockengewicht bestimmt. Die Kontrollen erfolgten tagsüber am ersten Tag in 2-stündigen, an den folgenden Tagen in 4-stündigen Abständen. Während der Beobachtungszeit nahm die Bewegungsfähigkeit der Termiten ständig ab. Nach anfänglichem Torkeln fielen sie öfters auf den Rücken und konnten sich schliesslich nicht mehr erheben. Erst nach Eintritt völliger Bewegungslosigkeit wurden die Termiten als tot bezeichnet. Die Lebensdauer wurde stets bestimmt aus der Mitte der Zeitspanne zwischen der letzten und der vorangegangenen Kontrolle. In den hier dargestellten Tabellen sind für die einzelnen Feuchtigkeitsstufen die Zahl der beobachteten Tiere, der kleinste und der grösste Wert der beobachteten Lebensdauer, sowie der daraus arithmetisch berechnete Mittelwert ersichtlich.

#### EINZELVERSUCHE.

Die Einzelversuche an *Kalotermes* sind in Tabelle I, diejenigen an *Reticulitermes* in Tabelle II zusammengestellt. Wir betrachten zuerst die bei Larven gewonnenen Resultate, da wir hier über ein etwas grösseres Zahlenmaterial verfügen als bei den Soldaten.

TABELLE I.

#### *Kalotermes flavicollis*

Lebensdauer (in Stunden) bei 26° C und verschiedenen Luftfeuchtigkeiten.  
*Einzelversuche.*

Rel. Luft- feuchtig- keit (%)	Larven			Soldaten		
	Versuchs- zahl	Lebens- dauer	Mittel- wert	Versuchs- zahl	Lebens- dauer	Mittel- wert
0	9	24—276	136.0	3	60—228	148.0
20	21	24—276	157.7	4	108—228	150.0
35	11	84—372	206.2	1	108	108
55	15	36—444	232.8	3	84—228	156.0
75	13	36—492	238.3	1	180	180
85	14	108—324	247.3	1	276	276
95	21	156—660	412.4	1	300	300

TABELLE II  
*Reticulitermes lucifugus.*

Lebensdauer (in Stunden) bei 26° C und verschiedenen Luftfeuchtigkeiten.  
*Einzelversuche.*

Rel. Luft- feuchtig- keit (%)	Larven			Soldaten		
	Versuchs- zahl	Lebens- dauer	Mittel- wert	Versuchs- zahl	Lebens- dauer	Mittel- wert
0	4	1— 26	9.7	2	3— 9	6.0
20	11	1— 40	8.1			
35	3	5— 24	12.0			
55	9	3— 60	17.5			
75	12	16—108	41.2	5	26—54	42.0
85	9	9—160	52.1			
95	7	16—122	66.6			

Während *Kaloterme*s in hoher Luftfeuchtigkeit eine durchschnittliche Lebensdauer von etwa 17 Tagen aufweist und auch in trockener Luft noch 5 Tage lebt, hält *Reticuliterme*s Trockenheit nur etwa  $\frac{1}{2}$  Tag aus und lebt in feuchter Luft durchschnittlich  $2\frac{1}{2}$  Tage. Unter unseren Versuchsbedingungen erträgt somit *Kaloterme*s den Nahrungsentzug sogar bei Trockenheit leichter als *Reticuliterme*s. Durch die Erhöhung der Feuchtigkeit wird bei *Reticuliterme*s, im Gegensatz zu *Kaloterme*s, die Lebensdauer erst von etwa 70% r. LF an wesentlich verlängert; diese Art ist also viel ausgeprägter an hohe Luftfeuchtigkeit gebunden. Die Ergebnisse bei den Soldaten lassen sich ihrer geringen Zahl wegen nur schwer mit denjenigen der Larven parallelisieren. Immerhin liegen bei *Reticuliterme*s die Mittelwerte beider Kasten nahe beieinander. Das unterschiedliche Feuchtigkeitsbedürfnis von *Kaloterme*s und *Reticuliterme*s mag zunächst erstaunen, wenn man — wie erwähnt — beobachtet, dass die im Holz gebohrten Gänge beider Arten häufig unmittelbar nebeneinander liegen, sodass man auf Identität des Biotops schliessen könnte. Dem ist aber nicht ganz so, denn in Wirklichkeit beschränkt sich das Wohngebiet von *Kaloterme*s auf das tote Holz, während *Reticuliterme*s stets durch Galerien mit dem Erdboden in Verbindung steht oder sogar oft ihr Nest ausschliesslich subterrän anlegt. Möglicherweise kann *Kaloterme*s deswegen ohne Bodenverbindung auskommen, weil ihr Körpervolumen

grösser ist, wodurch die verdunstende Oberfläche relativ kleiner und damit die Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung gesteigert ist.

Tabelle III a zeigt an etwas grösserem Zahlenmaterial die Resultate der Einzelversuche von *Nasutitermes*. Die Lebensdauer dieser Termitenart ist in den niedrigen Feuchtigkeitsstufen ebenfalls sehr kurz, in den höheren deutlich verlängert. Die Soldaten leben stets etwas länger als die Arbeiter.

Beim Vergleich mit den beiden erstgenannten Arten ist zu sehen, dass die Zunahme der Lebensdauer bei steigender Luftfeuchtigkeit für *Nasutitermes* ähnlich wie bei *Reticulitermes* erst von etwa 70% r. LF an ins Gewicht fällt. Nur die absoluten Werte von *Reticulitermes* sind etwas höher.

TABELLE III a.

*Nasutitermes* sp.

Lebensdauer (in Stunden) bei 26° C und verschiedenen Luftfeuchtigkeiten.  
Einzelversuche.

Rel. Luft- feuchtig- keit (%)	Arbeiter			Soldaten		
	Versuchs- zahl	Lebens- dauer	Mittel- wert	Versuchs- zahl	Lebens- dauer	Mittel- wert
0	58	1—26	4.3	30	1—26	5.0
20	58	1—26	5.4	31	1—26	9.6
35	38	1—26	6.6	20	1—40	10.6
55	58	3—30	10.8	30	1—40	15.9
75	58	5—58	21.8	30	1—50	23.6
85	60	5—64	25.3	31	7—54	32.2
95	14	16—78	43.4	12	16—98	60.2

Zusammenfassend stellen wir fest, dass *Kaloterme*s die absolute Trockenheit im Hungerversuch besser erträgt als *Reticulitermes* und *Nasutitermes*, indem sie erst nach etwa 5 Tagen eingeht, die beiden anderen Arten aber schon nach 10 bzw. 5 Stunden. Die grössere Widerstandsfähigkeit von *Kaloterme*s zeigt sich auch darin, dass durch zunehmende Feuchtigkeit die Lebensdauer unmittelbar gesteigert werden kann, während *Reticulitermes* und *Nasutitermes* dieser Feuchtigkeitserhöhung gegenüber unempfindlich bleiben bis gegen 70% r. LF; erst von da an macht sich eine Steigerung der



Widerstandsfähigkeit geltend. Das ähnliche Verhalten der beiden letztgenannten Arten dürfte im Zusammenhang stehen mit ihrer übereinstimmenden Lebensweise, indem auch *Nasutitermes* durch Galerien mit dem Erdboden in Verbindung steht und damit für Feuchtigkeitsnachschub sorgen kann.

### GRUPPENVERSUCHE.

Nachdem sich nun gezeigt hat, dass die Lebensdauer der einzeln gehaltenen Termiten im Hungerversuch stark feuchtigkeitsbedingt ist, die beobachtete Widerstandsfähigkeit aber auch in hoher Luftfeuchtigkeit bei *Reticulitermes* und *Nasutitermes* sehr klein ist, wurden mit der letztgenannten Art Gruppenversuche mit je 5 Arbeitern bzw. Soldaten gemacht.

In der Tabelle III *b* bezeichnen die Zahlen die verwendeten Tiere; Versuchszahl 80 bedeutet also, dass 80 Individuen in 16 Gruppen zu je 5 untersucht wurden. Auch im Gruppenversuch kommt die Feuchtigkeitsabhängigkeit dieser Art deutlich zum Ausdruck. Dagegen zeigt es sich, dass sich die Soldaten ziemlich ähnlich verhalten wie im Einzelversuch, während 5 gemeinsam gehaltene Arbeiter eine grössere Widerstandsfähigkeit aufweisen. In allen Feuchtigkeitsstufen ist die Lebensdauer der Arbeiter etwa doppelt so gross.

TABELLE III *b*.

*Nasutitermes* sp.

Lebensdauer (in Stunden) bei 26° C und verschiedenen Luftfeuchtigkeiten.  
*Gruppenversuche.*

Rel. Luft- feuchtig- keit (%)	Arbeiter			Soldaten		
	Versuchs- zahl	Lebens- dauer	Mittel- wert	Versuchs- zahl	Lebens- dauer	Mittel- wert
0	80	3— 64	11.2	95	1— 30	6.2
20	80	5— 64	13.4	100	1— 40	12.0
35	60	5— 78	19.9	45	1— 50	14.0
55	80	16— 88	28.6	95	3— 54	18.1
75	80	26—136	43.6	95	5— 88	26.3
85	85	26—160	71.7	95	26—112	52.3
95	40	54—210	105.6	60	40—112	70.2

Eine befriedigende Erklärung dieser Erscheinung ist an Hand der vorliegenden Resultate nicht möglich, doch lassen sich etwa folgende auf Beobachtungen fussende Vermutungen anstellen. Die Soldaten werden in der Kolonie von den Arbeitern gefüttert, sind also in dieser Hinsicht unselbständig. Die längere Lebensdauer der Soldaten im Einzelversuch kann nur auf einer grösseren, dieser Kaste eigenen Widerstandsfähigkeit beruhen. Vergleiche zwischen Frischgewicht und Trockengewicht haben bei den Arbeitern einen grösseren Wassergehalt ergeben als bei den Soldaten. Wenn die Arbeiter im Einzelversuch den Soldaten unterlegen sind, so ist dies wohl darauf zurückzuführen, dass die Soldaten, mit stark chitinisiertem Kopf und weniger voluminösem Abdomen, eine kleinere Verdunstungs Oberfläche besitzen. Dieselben Umstände können nun auch für die Erklärung herangezogen werden, dass die Arbeiter in den Gruppenversuchen den Soldaten nicht mehr unter-, sondern überlegen sind. Denn die fünf in der Tube eng beieinanderstehenden Arbeiter werden infolge von Wasserabgabe ihre Umgebung mit Feuchtigkeit anreichern und somit eine Atmosphäre schaffen, in der sie länger durchhalten können als die Soldaten. Nun wird auch unter normalen Verhältnissen regelmässig beobachtet, dass die Arbeiter häufig den flüssigen Kot andern Arbeitern direkt am Anus abnehmen. Der an sich schon feuchte Kottropfen ist wohl zudem als halbverdauter Nahrungsbrei aufzufassen, der von einem zweiten Tier ausgewertet werden kann. Im Gruppenversuch könnte diese gegenseitige Kotabnahme bis zu einem gewissen Grade zur Stärkung der Widerstandsfähigkeit der Arbeiter beitragen.

#### LITERATUR

1934. BUXTON, P. A. and MELLANBY, K. *The measurement and control of humidity*. Bull. Ent. Res. 25, 171-5.
1938. FYFE, R. V. and GAY, F. J. *The humidity of the atmosphere and the moisture conditions within the mounds of Eutermes exitiosus* Hill. Counc. Sci. Ind. Res. Austr. Pamphl. n° 82, 1-22.
1948. GRASSÉ, P. P. et NOIROT, Ch. *La climatisation de la termitière et le transport de l'eau*. C. R. Acad. Sci. Paris, 227, 869-71.
-

N<sup>o</sup> 16. **Müller Heinrich.** — Zur Biologie von Hermelin (*Mustela erminea* L.) und Mauswiesel (*Mustela nivalis* L.). (Mit 3 Abbildungen).

Hermelin und Mauswiesel gehören zu denjenigen einheimischen Kleinsäugetern, über deren Lebensweise wir erstaunlich schlecht unterrichtet sind. Als ich anfangs 1949 auf Anregung und unter der Leitung von Herrn Professor HEDIGER (Basel) mit meinen Untersuchungen begann, wurde mir schon gleich bei der Materialbeschaffung eine ökologische Erscheinung recht eindrücklich demonstriert: die starke Bestandesschwankung der Wiesel. Gerade 1949 scheint die Populationskurve ein Minimum erreicht zu haben und steigt seither nur langsam wieder an. Wurden 1948 im Zoologischen Garten Basel noch fünf verschiedene freilebende Hermeline beobachtet, so konnte seither kein einziges mehr festgestellt werden. \*) Es war während mehr als eines Jahres überhaupt unmöglich, irgendwo ein lebendes Wiesel aufzutreiben.

Erst nach Neujahr 1950 erhielt ich die ersten Mitteilungen über gelegentliche Freilandbeobachtung von Hermelinen in verschiedenen Gegenden und endlich im Frühsommer durch den Zoologischen Garten Basel und den Tierpark Dählhölzli Bern nacheinander vier lebende Tiere.

Das erste, Hermelin Z, war ein etwa acht bis zehn Wochen altes ♀, das am 30. Mai in einem Dorf im Kanton Aargau am Strassenrand gefunden wurde, über Nacht aber vermeintlich einging und mir als tot in einer kleinen Schachtel zugeschickt wurde. Das völlig erschöpfte Tierchen, das wohl bei einem seiner ersten Ausflüge mit der Mutter von dieser getrennt worden war, erholte sich indessen in der warmen Hand gehalten bis zum Abend vollständig und wurde bei sorgfältiger Eingewöhnung in der Folge weitgehend zahm. Zuerst noch recht unsicher und schwankend beim Gehen, lernte es innert drei Wochen laufen, klettern und springen, indem es gleichzeitig von seiner Schlafkiste aus schrittweise das Zimmer

---

\* Erstmals wieder 1 Exemplar im April 1951.



erforschte. Die selbständige Eroberung der Umwelt dürfte ein wichtiger Faktor bei der Eingewöhnung dieser stark ortsverbundenen Tiere sein; GOETHE hält „Platzweh“ (nach der Terminologie HEDIGERS) für die gewöhnliche Todesursache bei Wildfängen des Mauswiesels. Das ungefähr gleichaltrige ♀ B, das in einem Aussenquartier der Stadt Bern unter denselben Umständen wie Z gefangen worden war, verwilderte nach kurzer Eingewöhnung wieder, wohl weil ich es zu früh mit Z zusammenbrachte und weil es mehrfach erschreckt wurde.

Hermelin K, ein Wildfang, war als ♂ erheblich grösser und fast doppelt so schwer wie die zwei ♀♀. Nach seinem Verhalten zu schliessen, dürfte aber auch K ein Jungtier vom selben Jahr gewesen sein; nach kaum drei Wochen nahte es sich im Freiluftkäfig der hineingehaltenen Hand, kroch spielerisch darunter, liess sich greifen und herumrollen und fasste nur ganz zart mit den Zähnen zu. Ganz anders ist es beim Wegfallen der Beisshemmung; so etwa, wenn Z eine versteckte Maus verteidigt, die man ihm wegnehmen will. Unter blitzschnellem, schlangenartigem Vorstoss schlägt es die Zähne ein, die stark blutende Einstiche und Schnitte hinterlassen, stemmt die Beine auf mit gespreizten Pfoten und sträusst „zornig“ den Schwanz (Abb 1).

Als Vorbedingung für die erfolgreiche Haltung der Wiesel wird gewöhnlich die Ernährung mit lebenden Tieren oder doch mit angewärmtem Fleisch und Frischblut angesehen, wie KRUMBIEGEL es noch 1949 angibt. Die Musteliden gelten ja allgemein als „Blut-sauger“, die üblicherweise nur das warme Blut ihrer Opfer trinken sollen. Demgegenüber hat HEDIGER schon im Winter 1943/44 im Tierpark Dählhölzli ein freilebendes Hermelin beobachtet, das sich täglich von aufgehängtem und oft gefrorenem Fleisch Stücke herunterbiss. Meine Fütterungsbeobachtungen haben in Übereinstimmung mit GOETHE nie Anhaltspunkte für das Bluttrinken ergeben. Mäuse werden nach einem kräftigen Biss gewöhnlich gleich wieder losgelassen, selten (bei grossem Hunger) festgehalten, bis sie ausgezappelt haben. Im letztern Fall ist, besonders beim Mauswiesel, oft mehrmaliges kurzes Zusammenpressen der Kiefer zu sehen, das als Schluckbewegung gedeutet werden könnte. Das Wiesel bekommt aber normalerweise gar kein Blut ins Maul. Die Beute wird mit grosser Präzision immer im Genick gefasst, wobei die Eckzähne der einen Seite gewöhnlich in den Hinterkopf ein-



dringen. An sofort wieder abgenommenen Mäusen sind oft kaum die Einstichstellen der Eckzähne blutig gefärbt, und nur sehr selten tritt ein kleiner Tropfen Blut aus. Eine aufgerissene Carotis, überhaupt einen Halsbiss, konnte ich nie feststellen, weder an Mäusen noch an Ratten, Goldhamstern und einem Siebenschläfer.

Die getöteten Tiere werden auch nur bei grossem Hunger sogleich angeschnitten. Gewöhnlich bleiben sie erst einige Zeit liegen sind also meist kalt, wenn sie gefressen werden. Die Wiesel schneiden die Beute allgemein vom Genick her an und fressen zuerst den Kopf und die Brusteingeweide, aber nur ausnahmsweise wird eine zweite Maus angegangen, bevor die erste bis auf kleine Fellreste verzehrt ist. Meine Wiesel gewöhnten sich leicht an Schweine- und Rinderherz und zogen es bald ganzen Mäusen und Hamstern vor. Diese werden zwar immer mit grossem Eifer erjagt, aber nur in Ermangelung von Fleisch angeschnitten. Solches Verhalten zeigen alle meine Wiesel und ebenso ein junger Iltis, wenn auch nicht alle gleich ausgeprägt.

Der tägliche Nahrungsbedarf ist individuell sehr verschieden; für gleich grosse Tiere kann er beim einen 25, beim andern 40% des Körpergewichts betragen. Während des Haarwechsels steigt er allgemein stark an, unter Umständen bis auf 60% des Körpergewichts. Das Futter wird nur bei strenger Kälte etwas angewärmt gereicht, um das Gefrieren hinauszuzögern. Nachteilige Folgen dieser Ernährungsweise konnte ich bis jetzt bei keinem Tier feststellen. Mauswiesel M gedeiht seit zwei Jahren bei solcher Kost, obschon gerade diese Art als besonders empfindlich gilt.

Die vier Hermeline, die ich im Sommer 1950 erhielt, trugen alle das typische Sommerkleid: Oberseite braun, Unterseite weiss mit mehr oder weniger starkem Anflug von Gelb, Schwanzpinsel schwarz. Bei B und H war das Braun satt, bei Z und K mehr falb. Mitte Oktober erschien bei K das Gesicht rötlichbraun durch den Kontrast zum Rücken, dem die durchschimmernde Winterwolle einen gelblichgrauen Ton verlieh. Innert acht Tagen verfärbte sich die ganze braune Partie durch Untermischung mit weissen Haaren recht gleichmässig grauweiss, nur die Stirn blieb unverändert, und um die Augen hielt sich ein schmaler brauner Ring bis Ende November. Wenn K durch die Hand schlüpfte, streifte es reichlich Sommerhaare ab, auch weisse von der Unterseite. Am 1. November wies der Rücken nur noch vereinzelte dunkle Haare auf, die aber

erst Mitte des Monats ganz verschwunden waren. Bereits zog sich auch die durch das Analdrüsensekret verursachte Gelbfärbung, die bei der Härung naturgemäss verschwindet, wieder an den Flanken herauf. In der Mediane des Schwanzrückens erhielt sich während des ganzen Winters ein Rest brauner Haare. H färbte sich zwischen Mitte November und Anfang Dezember in gleicher Weise um, wurde aber vollständig weiss, mit Ausnahme des Schwanzpinsels natürlich. Die Augenringe hielten sich bis gegen Neujahr.

Die Rückfärbung zum Sommerkleid begann bei K Mitte Februar, mit dunkeln Sprenkeln im Gesicht und bräulichem Anflug zwischen den Schulterblättern, schritt auf dem Rücken ziemlich gleichmässig, im Gesicht mit grober Scheckung fort und war am 10. März fast beendet. An diesem Tag begann H sich in ganz gleicher Weise umzufärben.

Die Schnurrhaare, die natürlich nicht mit dem Balg gewechselt werden, behalten ihre in der ganzen Länge stets einheitliche Färbung bei. Die gegen den Nasenrücken zu inserierten, ungefähr ein Drittel, sind dunkel, die untern weiss.

♀ Z, im Zimmer gehalten bei 12-18° C, liess erst in den letzten Dezembertagen eine Auflockerung des Brauns an den Schwanzseiten erkennen, war aber schon seit einiger Zeit etwas grauer und fühlte sich wattig an. Zuerst wurde nun der Schwanz bis an die Wurzel weiss, dann stieg die Aufhellung an den Flanken hinauf und dehnte sich auch auf die Extremitäten aus (Abb. 1). Bis Mitte Februar war der Rücken bis an einige braune Haare in der Mediane und einen Fleck auf der Schwanzwurzel weiss geworden. Kopfoberseite und Nackengegend blieben braun (Abb. 2). Auf diesem Stadium hielt die Färbung einige Tage unverändert; dann traten über den Rücken zerstreut wieder braune Haare auf, besonders in der Gegend der seitlichen Farbgränze, wodurch eine Art Längsstreifung entstand, wie sie bereits im Zoologischen Garten Basel an gefangen gehaltenen Hermelinen beobachtet wurde.

Einen ungleichmässigen Haarwechsel zeigte auch Hermelin G, das im Zoologischen Garten Hannover, obschon wie Z in einem geheizten Raum gehalten, bereits im Oktober weiss geworden war. Bei seiner Ankunft Ende Januar 1951 wies es kahle Stellen am Bauch auf, die sich bald auf den einen Oberschenkel ausdehnten. Innert zwei Wochen bedeckten sich dann die betreffenden Partien mit kurzem Sommerhaar. Offenbar war die Koordination irgendwie



ABB. 1.

Hermelin Z (♀), 16.1.51. Verteidigung eines Gegenstands mit Beutecharakter.  
(Beginn der Umfärbung zum Winterkleid an Schwanz und Flanken.)



ABB. 2.

Hermelin Z (♀), 13.2.51. Im Zimmer  
erreichte grösste Ausdehnung der  
Weissfärbung.



ABB. 3.

Hermelin G (♀), 1.3.51.  
Zwischenstadium der Umfärbung  
zum Sommerkleid.



gestört, sodass das Winterhaar stellenweise zu früh ausfiel. Mitte Februar hatte G eine braune Rückendecke und weissen Kopf und Schwanz (Abb. 3), die erst jetzt (Mitte März) allmählich dunkel werden.

Bei den Mauswiesel, die sich in unserer Gegend normalerweise nicht umfärben, sind Sommer- und Winterpelz trotzdem gut zu unterscheiden. Der erstere ist glatt, glänzend und von etwas rötlichem Braun, der letztere mehr graulich und wattig. J weist eine Färbungsanomalie in Form eines weissen Krönchens auf dem Scheitel und weiterer heller Fleckchen am Kopf auf. Diese Partien bleiben Sommer und Winter in Form und Ausdehnung unverändert.

Sehr wenig ist noch über die Fortpflanzungsbiologie der beiden Arten bekannt. Das Mauswiesel konnte in Gefangenschaft überhaupt noch nie gezüchtet werden. Für das Hermelin wird meist eine Tragzeit von 10 bis 11 Wochen angegeben (SCHWARZ hat indessen bei im Käfig gedeckten ♀♀ nur 52-54 Tage festgestellt), aber neuerdings auch eine solche von 9-10 Monaten. Mehrfach haben im Sommer gefangene Jungweibchen im nächsten Frühjahr Junge zur Welt gebracht, was nach HAMILTON bei den nordamerikanischen Wiesel die Regel ist. Offenbar besteht hier wie beim Edelmarder neben der gewöhnlichen noch eine verlängerte Tragzeit (STIEVE). So hat auch ♀ Z, das, wie erwähnt, am 30. Mai 1950 gefangen wurde, und seither nie mit einem ♂ zusammenkam, am 10. März 1951 zwischen 1 und 2 Uhr morgens fünf Junge geworfen. Vortragezeit und Austragezeit dauerten in diesem Fall zusammen also mindestens 284 Tage. Erstaunlich ist, dass das Tierchen begattet wurde, noch bevor es richtig laufen konnte.

♂ K weist seit Mitte Februar ein deutlich vortretendes Skrotum auf, ein Zeichen, dass jetzt Ranzzeit ist. Das gleiche ist aber auch an einem konservierten, im Juni des vergangenen Jahres eingegangenen Rüden aus Innsbruck festzustellen, was beweist, dass um diese Zeit noch eine Begattung der Jungweibchen stattfinden kann, allerdings wohl nicht durch die gleichaltrigen ♂♂.

#### LITERATUR

1940. GOETHE, FR. *Beiträge zur Biologie des Iltis*. Z. f. Säugetierkde., XV.  
1950. — *Vom Leben des Mauswiesels*. D. Zoolog. Garten (NF), XVII, 1/5.



1939. HAMILTON, W. J., Jr. *American Mammals*. New York and London.
1946. HEDIGER, H. *Neues vom kleinsten Raubtier der Schweiz*. Prisma I, 1. Frauenfeld.
1949. KRUMBIEGEL, I. *Wie füttere ich gefangene Tiere?* 2. Aufl. Hannover und Berlin.
1933. SCHWARZ, L. *Zuchterfolge mit Hermelin*. D. D. Petztierzüchter, VIII, 24.
1950. STIEVE, H. *Der Ovarialzyklus vom Standpunkt der vergleichenden Anatomie*. D. Naturwissenschaften, XXXVII, 1.
- 

N<sup>o</sup> 17. **Adolf Portmann.** — Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger.

(Zoolog. Anstalt der Universität Basel.)

In immer neuen Versuchen trachtet die Biologie, ein Bild zu entwerfen vom Werden der Lebensformen. Bei diesem Bemühen kommt dem Studium der Evolution des Gehirns eine besondere Bedeutung zu. Es ist notwendig, den Prozess der progressiven Cerebralisation in allen seinen Korrelationen zu untersuchen. Dieser Absicht gilt die vorliegende Studie.

Die Versuche zur Bestimmung eines Masses für den Grad der Cerebralisation haben zur Aufstellung von Indices für die verschiedenen Hirnteile geführt (PORTMANN 1946/47, WIRZ 1950). Dabei ergab sich eine allgemeine Korrelation zwischen den extremen Ontogenesetypen und dem Cerebralisationsgrad: Gruppen mit extremer Nestflüchterentwicklung haben niedrigen, solche mit extremer Nesthockerentwicklung haben hohen Cerebralisationsgrad. Als Mass der Cerebralisation ist der Index der Hemisphären besonders wichtig.

Es zeigte sich aber im Laufe der vertieften Untersuchung, die sich heute auf 28 Ordnungen der Vögel erstreckt, dass die Beziehung zwischen Cerebralisation und Ontogenesetypus der Vögel nicht eine

einfache ist, und die Ausnahmen von dem eben angeführten Korrelationsschema erwiesen sich als sehr aufschlussreich. Sie verschaffen uns Einblick in umstrittene Probleme der Evolution der Vögel.

Jede Erörterung vergleichender Art, welche die Evolution der Vögel betrifft, muss von zwei Grundlagen ausgehen, die unbestritten sind:

1. Der primäre Ontogenesetypus der Vögel ist die für Reptilien kennzeichnende Entwicklung mit Nestflüchtern, die beim Verlassen des Eies von den Eltern weitgehend (im ursprünglichsten Zustand vollständig) unabhängig sind. Der Nesthockerzustand mit intensiver Brutpflege hat sich in verschiedenen Vogelgruppen selbständig als sekundärer Ontogenesetypus herausgebildet. Wir haben in verschiedenen Untersuchungen zeigen können, dass die Eigenart der Ontogenese ein gruppentypisches Merkmal ist, das nicht von der Dauer der Brutperiode abhängt. Nesthocker und Nestflüchter sind durch besondere Proportionen der Organe ausgezeichnete typische Gestaltungen (PORTMANN 1946/47); auch sind sie durch den Ausbildungsgrad des Gehirns klar zu definieren, wobei die späte Differenzierung der Markscheiden bei Nesthockern ganz besonders charakteristisch ist (SCHIFFERLI 1948, SUTTER 1943, 1951 (im Druck)).

2. Die primären Typen der Vögel sind die reptiliennäheren mit niedrigem Cerebralisationsgrad, d.h. mit niedrigen Indexwerten für alle Hirnteile. Die höhere Cerebralisation hat sich im Laufe der Evolution in der Vogelgruppe selber in verschiedenen Evolutionslinien herausgebildet.

Die Selbständigkeit der diversen Evolutionslinien äussert sich auch darin, dass die Relation von Hirn- und Körpergewicht bei den verschiedenen Vogelgruppen sehr verschieden ist: bei logarithmischer Darstellung ist sie ausgedrückt als Gerade, deren Anstiegswert (= Relationsexponent) für das Hemisphärgewicht von 0,43 (*Podicipedes*) über 0,62 (*Galli*) bis 0,88 (*Steganopodes*) variiert. Diese Verschiedenheit in der Bedeutung der Grössenzunahme der Hemisphären bei den einzelnen Vogelgruppen harret noch der eingehenderen Untersuchung.

Von diesen Grundannahmen aus werden zwei Tatsachen wichtig, die erst in den letzten Jahren mit unseren Index-Methoden klar herausgearbeitet werden konnten (s. Tab. I).

1. Alle bis heute untersuchten Vogelgruppen mit hohen Hemisphärenindices (über 10) haben extreme Nesthockerentwicklung.

2. Unter den bisher untersuchten Vogelgruppen mit niedrigen Indices (2—4) finden sich beide Extreme der Ontogenesetypen, Nestflüchter wie Nesthocker.

TABELLE 1.  
*Indices der Hirnteile.*

	Stamm- rest	Mittel- hirn	Klein- hirn	Hemi- sphären	
NIEDRIGE INDEXGRUPPEN					
<i>Coturnix coturnix</i> . . . . .	1	0,705	0,541	2,36	Nest- flüchter
<i>Megapodius freycineti</i> . . . .	1	0,67	0,67	2,53	
<i>Gallus varians</i> . . . . .	1	0,56	0,44	2,00	
<i>Actitis hypoleucos</i> . . . . .	1,21	1,07	0,84	3,26	
<i>Sterna hirundo</i> . . . . .	1,13	0,96	1,42	3,92	
<i>Porzana porzana</i> . . . . .	1,51	0,94	0,95	3,88	
<i>Dromiceius novae-hollandiae</i>	0,92	0,34	0,91	4,18	
<i>Struthio camelus</i> . . . . .	0,969	0,28	0,955	4,27	
<i>Podiceps cristatus</i> . . . . .	1,04	0,52	1,11	3,46	
<i>Colymbus stellatus</i> . . . . .	1,37	0,679	1,63	3,69	
<i>Caprimulgus europaeus</i> . . .	1,26	0,73	0,93	2,35	
<hr/>					
<i>Merops apiaster</i> . . . . .	1,38	0,87	1,13	3,03	
<i>Micropus apus</i> . . . . .	1,06	0,65	1,02	3,43	
<i>Muscicapa striata</i> . . . . .	1,05	1,00	0,93	3,97	
<i>Delichon urbica</i> . . . . .	1,05	0,67	0,69	4,28	
<hr/>					
HOHE INDEXGRUPPEN					Nest- hocker
<i>Ara ararauna</i> . . . . .	2,66	0,99	2,38	28,02	
<i>Strix aluco</i> . . . . .	2,48	1,15	1,75	17,00	
<i>Picus canus</i> . . . . .	1,87	1,03	1,63	12,53	
<i>Corvus corax</i> . . . . .	1,66	1,17	1,70	18,95	

Dieser Gegensatz zwischen Gruppen von niedrigem und höchstem Index der Hemisphären lässt die folgende evolutive Interpretation zu: Der höhere Ontogenesetypus mit Nesthockern wird bereits auf der niedrigsten Cerebralisationsstufe ausgebildet; die höchste Cerebralisationsstufe aber kann nur von Gruppen mit Nesthockerontogenese verwirklicht werden.

Von besonderem Interesse sind in diesem Zusammenhang die Indexzahlen der Segler und der Schwalben. Zeigen sie doch, dass sowohl die äusserste Spezialisierung der Fluggestalt in Flügelbau und Lebensform auf niedriger Stufe der Hirnausbildung erreicht worden ist, ebenso wie die extreme Brutfürsorge, der extreme Typus des Nesthockers mit Instinktverschränkungen zwischen Alt- und Jungvogel. Wir dürfen annehmen: die Evolution spezialisierter Gestalten sowohl wie die des komplizierten Ontogenesetypus ging bei den Vögeln der Evolution der höchsten Gehirnzentren voraus. Diese Interpretation deckt sich mit der von der Paläontologie hervorgehobenen Tatsache, dass die Evolution der Vogelgestalt bis zur Stufe von *Archaeopteryx* und *Archaeornis* wohl die Ausbildung vieler wichtiger Vogelmerkmale zeigt, ohne dass aber die Gehirnausbildung über die typische Reptilienstufe hinausging (Das Gehirn der Flugsaurier ist viel „vogelartiger“ als das der Jura-vögel (T. EDINGER 1949).

Die Regel, dass der Ontogenesetypus der Hirnevolution vorangeht, finden wir bestätigt in allen grösseren Gruppen des ornithologischen Systems, soweit sie eine seriale Anordnung der Untergruppen auf Grund allgemein morphologischer Kriterien erlauben. Ich folge hier der Anordnung, wie sie GADOW und FÜRBRINGER (1888) geben und ausführlich begründen.

In der Grossgruppe der *Pelargomorphae* finden wir bei Anordnung nach der Gestalt der Reifeform folgende Verhältnisse (Tab. II).

TABELLE II.

	Stamm- rest	Mittel- hirn	Klein- hirn	Hemi- sphären	Ontogenese- typ
Anseres . . . . .	1,38	0,53	1,10	5,76	Nestflüchter Nesthocker Uebergang
Phoenicopteri . . . . .	1,08	0,29	1,35	5,46	
Gressores . . . . .	1,54	0,93	1,35	6,73	typ. Nesthocker
Accipitres . . . . .	1,97	1,37	1,87	8,58	
Steganopodes . . . . .	1,74	0,59	1,92	9,57	

Der gesteigerte Grad der Ontogenese wird bereits auf frühen Cerebralisationsstufen verwirklicht, die höchste Gehirnausbildung



dieser Gruppe aber erst innerhalb der Einheiten, denen allen bereits der Nesthockerzustand eigentümlich ist.

In der Grossgruppe der *Alectoromorphae* ist die Situation ebenfalls eindeutig: die Nesthocker-Ontogenese ist auch da bereits bei den Tauben, einer Gruppe niedrigster Cerebralisation, verwirklicht. In der relativ gesicherten Reihe gestaltlicher Steigerung, die von Limicolen über Möven zu Alken führt, findet sich sowohl gestaltliche Spezialisierung wie relatives Nesthockertum bereits bei niedriger Cerebralisation (*Sterna*). Die höchsten Cerebralisationsgrade über 10 fehlen in dieser Grossgruppe.

Besonders aufschlussreich ist die vielgestaltige Grossgruppe der *Coraciomorphae*. Die Ordnung der *Caprimulgi* demonstriert uns mit einem Hemisphärenindex von Hühnertypus als Ontogenesetyp einen Nestflüchterzustand, der instinktmässig an eine Neststelle gebunden ist. Die Ausbildung einer neuen Ontogenese über eine dem Zustand von *Caprimulgus* ähnliche Vorstufe ist der erste evolutive Schritt, der der Gehirndifferenzierung vorangeht. Die Ordnungen der *Meropes* und der Segler zeigen klar, dass auch in dieser Grossgruppe bei niedrigster Cerebralisation bereits die höhere Form der Ontogenese mit vollem Nesthockertyp verwirklicht ist. Die Indexzahlen für Fliegenschnäpper und Schwalben bezeugen, dass auch in der riesigen Heerschar der Singvögel Formen mit niedriger Cerebralisation bereits den typischen Ontogenesezustand der Sperlingsvögel zeigen. Die Indexwerte für Eisvogel und Kuckuck, für Gruppen, die den Sperlingsvögeln nahe stehen, deuten darauf hin, dass der Ontogenesetypus auch hier in der Evolution der Cerebralisation vorangeht. Die Jugendformen sind Nesthocker.

Ungemein aufschlussreich sind die Verhältnisse bei Spechten, die uns die Höherentwicklung des Gehirns drastisch demonstrieren. Die ganze Ordnung der *Pici* zeigt echte Nesthockerontogenese, deren Grundzüge völlig gruppentypisch sind. Der Index der Hemisphären aber wächst mit der Evolution vom tiefen Niveau der *Jynginae* zu den eigentlichen *Picinae* von 4,62 bis 11,04—19,35. Die Gesamtheit der Indexzahlen ist hier besonders demonstrativ und bezeugt auch den Wert der von uns seit 1946 verwendeten Indexgruppen als Kriterium der Differenzierung. Die Zahlen zeigen deutlich, dass alle Hirnteile bei den *Picinae* gesteigerte Entwicklung aufweisen. Dass dem Anstieg der Cerebralisation im Einzelnen auch feinere Steigerungen im Modus der Ontogenese ent-

sprechen, haben BUSSMANN (1944) und SUTTER (1944) im Einzelnen deutlich gezeigt. Die Zahlen der Tabelle 3 zeigen einen auffälligen Sprung der Hemisphärenindices. Da von manchen Theoretikern die Evolution des Gehirns durch starke sprunghafte Veränderungen angenommen worden ist, zum Teil sogar durch Verdoppelung der Zellenzahl, so liegt es nahe, unsere Zahlen als Zeugnis für solche „Sprünge“ zu benützen. Ich möchte davor warnen; zuerst müssen die Zahlen über andere Spechtgruppen vorliegen, die das ganze Feld der Indices vielleicht anders gestalten (Tab. III).

TABELLE III.

	Stammrest	Mittelhirn	Kleinhirn	Hemisphären
JYNGINAE:				
<i>Jynx torquilla</i> . . . .	1,21	0,82	0,86	4,625
PICINAE:				
<i>Dryobates medius</i> . .	1,56	1,04	1,63	11,04
<i>Dryobates major</i> . .	1,85	1,04	1,76	12,35
<i>Picus canus</i> . . . .	1,53	1,21	1,76	12,91
<i>Picus viridis</i> . . . .	1,87	1,03	1,63	12,53
<i>Dryocopus martius</i> . .	2,48	1,26	2,00	19,35

Die Regel der evolutiven Präcedenz des Ontogenesetypus gilt auch für die Säugetiere. Wir haben schon früher nachgewiesen, dass die typischen Korrelationen bei Säugern andere sind als bei den Vögeln: dem Ausgangszustand niedriger Cerebralisation ist die Ontogenese mit Nesthockern zugeordnet, dem hohen Cerebralisationsgrad aber die Entwicklungsweise mit sekundären Nestflüchtern. Die verschiedene morphologische Wertigkeit der Nestflüchtergestalt bei Sauropsiden und Säugern habe ich bereits eingehender dargestellt (PORTMANN 1939). Auch bei Säugern zeigt sich, dass der höhere Ontogenesetypus (reduzierte Jungenzahl, verlängerte Tragzeit, sekundäre Nestflüchter) bei Gruppen erreicht wird, die auf niedriger Cerebralisation stehen bleiben: die Evolution des Ontogenesetypus geht auch hier der Cerebralisation voraus. Die genauere Darstellung dieser Verhältnisse wird in einer demnächst erscheinenden Studie von Frl. Dr. K. WIRZ gegeben werden.

Dass bei den Säugetieren auch die allgemeine gestaltliche Differenzierung der verschiedenen Typen erdgeschichtlich gesehen der Cerebralisation vorausgegangen ist, das hat jüngst T. EDINGER überzeugend nachgewiesen (1949, 1950). Es gilt also auch für die *Mammalia*, dass gestaltliche Sonderung und Ausbildung einer Ontogenese mit verlängerter Tragzeit in der Evolution der Gruppen vorangehen und dass die gesteigerte Cerebralisation eine Spätererscheinung der einzelnen Gruppen ist.

Wir dürfen im Lichte der für Vögel und Säuger angedeuteten Regel mit aller Zurückhaltung auch die Evolution der Hominiden und das Problem der Menschwerdung prüfen. Die südafrikanischen Funde der *Australopithecinae* stützen die Ansicht, dass die menschenähnliche Differenzierung dieser Hominiden, vor allem der Schritt zur aufrechten Haltung der humanen Cerebralisation vorausgegangen sei. Damit deutet sich auch in der menschlichen Evolutionslinie die Regel der Präcedenz der äusseren Gestaltung an und die Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit, dass auch der für den Menschen bezeichnende besondere Ontogenesetypus mit sekundärem Nesthockerzustand (PORTMANN 1944) sich früh ausgebildet hat. Von dieser Stufe eines Hominiden mit aufrechtem Gang, mit geringer Cerebralisation und mit bereits sehr intensivierter Fürsorge für das neugeborene Junge wäre dann die letzte Etappe der menschlichen Grosshirnentwicklung erfolgt. Mehr als ein Hinweis darf im gegenwärtigen Moment eine solche Annahme nicht sein, doch muss ja auch die Evolution der Ontogenese beim Problem der Menschwerdung stets mitbedacht werden und kein Hinweis sollte dabei vernachlässigt werden.

Zusammenfassend hebe ich nochmals hervor, dass in der Evolution von Vögeln und Säugern der höhere Ontogenesetypus vor der höheren Cerebralisation verwirklicht wird. Wir dürfen von einer Regel der Präcedenz des Ontogenesetypus in der Evolution höherer Cerebralisationsstufen sprechen. Es dürfte angesichts der Komplexität aller Evolutionsvorgänge richtig sein, vorerst etwas zurückhaltend nur eine Regel zu konstatieren und den Blick mit besonderem Interesse auf die eventuellen Ausnahmen zu richten.



## ZITIERTE LITERATUR

1944. BUSSMANN, J. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Grauspechts (Picus c. canus Gm.)*. Schweiz. Arch. f. Ornithologie, Bd. 2, Heft 3.
  1949. EDINGER, T. *Paleoneurology versus Comparative Brain Anatomy*. Confinia Neurologica, Bd. 9, Heft 1/2, Goldstein-Festschrift.
  1950. — *Die Paläoneurologie am Beginn einer neuen Phase*. Experimentia, Bd. 6, Nr. 7.
  1888. FUERBRINGER, M. *Die grösseren Vogelabteilungen und ihr gegenseitiger Verband. Versuch eines genealogischen Vogelsystems*. Separat-Abdruck von Kap. 6 aus: „Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel“.
  1939. PORTMANN, A. *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern*. Rev. Suisse de Zool., 46, Nr. 12.
  1944. — *Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen*. Benno Schwabe & Co, Basel.
  - 1946/47. — *Etudes sur la Cérébralisation chez les Oiseaux I, II, III*. Alauda, Bd. 14, 15, Nr. 1, 15, Nr. 2.
  1948. SCHIFFERLI, A. *Ueber Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star*. Rev. Suisse de Zool., 55, Nr. 4.
  1943. SUTTER, E. *Ueber das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln*. Denkschr. Schweiz. Nat. Ges. 75, Abh. 1.
  1944. — *Wachstumsbeobachtungen an Spechten*. Schweiz. Arch. f. Ornithologie, Bd. 2, Heft 3.
  1951. — *Growth and differentiation of the brain in nidifugous and nidicolous birds*. Ornith. Kongress Uppsala 1950, im Druck.
  1950. WIRZ, K. *Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren*. Acta Anatomica, Bd. 9, Heft 1/2.
-



# N° 18. E. Dottrens, Genève. — Le Lavaret du lac d'Aiguebelette. (Avec 3 Tabelles)

(Muséum d'histoire naturelle de Genève.)

Le pittoresque petit lac d'Aiguebelette est situé à 10 km. à vol d'oiseau au sud-ouest du lac du Bourget dont il est séparé par la montagne de l'Epine. Il a été étudié et décrit du point de vue limnologique par E. Hubault (1947). Il mesure 575 ha, sa profondeur moyenne est de l'ordre de 30 m., il atteint 70 m. au maximum. Son altitude est celle du Léman. Il communique avec le Rhône par son émissaire et par le Guiers. C'est devenu un bassin d'accumulation pour une usine électrique. Ses variations actuelles du plan d'eau sont catastrophiques pour une bonne partie de la faune, en particulier pour les poissons qui fraient sur les bords.

Ce lac eutrophe à l'excès donne des signes évidents de pollution, les fleurs d'eau y sont fréquentes et le fond est pratiquement désoxygéné pendant les périodes de stagnation estivale et hivernale.

Les innombrables larves de Coréthres *Chaoborus* représentent la nourriture exclusive des Lavarets, à l'époque où je les ai examinés, c'est-à-dire en juillet.

Dans les conditions précaires où ce Corégone subsiste, il n'est pas étonnant que la population soit clairsemée. Il m'a fallu une quinzaine de jours pour obtenir 76 individus, malgré l'emploi, certains jours, de plusieurs pics à la fois. On ne saurait parler de pêche exagérée, comme le prouve la dimension des individus capturés, bien au contraire. En revanche, j'ai été frappé de l'état sanitaire déficient. En particulier, un bon nombre d'individus étaient borgnes ou aveugles, avec la cornée opacifiée, très probablement parasités par des larves de Diplostomes.

M. Louis CLERGET, industriel, s'intéresse au Lavaret d'Aiguebelette dont la pêche est le passe-temps favori. Il m'a autorisé à tirer parti des notes qu'il a réunies. On peut considérer que les chiffres qui suivent représentent la très grosse majorité des Corégones pêchés dans ce lac. M. CLERGET avec l'aide de deux pêcheurs, MM. G. Courtois et M. Duport a capturé :

en 1946:	107	Lavarets	représentant	105,5	kg.,	moyenne	986	gr.
en 1947:	142	»	»	130,6	»	»	920	»
en 1948:	299	»	»	237,8	»	»	795	»
en 1949:	401	»	»	294,7	»	»	735	»

J'ai relevé un poids individuel de 2 kg.

L'augmentation progressive des prises provient surtout d'une pêche plus intensive et de l'emploi de plusieurs pics depuis 1947. Le poids moyen diminue à mesure que les prises augmentent. Il me paraît évident que c'est un bien. Jusqu'en 1947, on ne prenait guère que des vieillards, le lac n'était pas judicieusement exploité. Aujourd'hui encore, le Lavaret d'Aiguebelette semble capturé trop vieux — on utilise des pics à mailles de 45 et 60 — au contraire de celui du Bourget qui, à mon avis, est pêché trop jeune, à l'heure actuelle.

Des essais de repeuplement ont été tentés ces dernières années sous l'impulsion de M. CLERGET. On a essayé en particulier d'introduire le Corégone actuel du Léman. Voici les chiffres fournis par mon informateur :

de 1943 à 1945:	400.000 œufs par an, provenant du Léman (Thonon)
en 1946 et 1947:	1.000.000 » » » » du Bourget
en 1948 et 1949:	200.000 » » » » de géniteurs capturés sur place.

Tous les œufs ont été mis en incubation au bord du lac d'Aiguebelette.

Il s'agit là des efforts les plus récents pour renouveler les contingents du lac, nous allons voir que les résultats paraissent plutôt décevants.

Avant de considérer les résultats biométriques, je voudrais signaler deux anomalies curieuses. Un des Lavarets, de forme anormale, bossu, — c'est le petit individu de 30 cm. — avait une ligne latérale incomplète, s'arrêtant à la 17<sup>e</sup> écaille. C'est la première fois que je constate une telle anomalie chez un Corégone. Un autre individu, de grande taille, présentait une nageoire adipeuse dédoublée. L'adipeuse proprement dite, soutenue en avant par un axe consistant était précédée à quelques millimètres d'une ébauche indiscutable de nageoire, pourvue de deux ou trois rayons. C'est aussi la première fois que je vois chez un Salmonidé une nageoire adipeuse présentant une si nette analogie avec une deuxième dorsale véritable.

On ne trouve guère de renseignement sur le Lavaret d'Aiguebelette dans la littérature. Tout au plus sa présence est-elle signalée par tel ou tel auteur. C'est KREITMANN (1923) qui en parle le plus longuement. Il semble d'ailleurs n'avoir examiné que quelques spécimens qui lui ont été envoyés. Il cite BELLON qui signale le Lavaret à Aiguebelette en 1553, et il admet que cette présence est due à l'intervention des moines, « grands pisciculteurs », dit-il. Il pense que ce poisson a complètement disparu plus tard, mais vers 1880 le comte de Chambost ayant tenté un repeuplement, l'espèce se serait maintenue, propagée artificiellement, soit par le moyens de géniteurs capturés sur place, soit, depuis 1921, avec des

œufs recueillis au Bourget, la récolte dans le lac d'Aiguebelette étant devenue presque nulle. L'examen du Lavaret d'Aiguebelette lui a indiqué 39 à 41 branchiospines au premier arc contre 32 à 38 au Lavaret du Bourget. KREITMANN s'appuie surtout sur cette différence pour conclure à la probabilité d'une influence du milieu. Mais le Lavaret actuel du lac d'Aiguebelette est-il bien d'origine récente ? Les individus assez rares qu'on y pêche descendent-ils des alevins immergés depuis 1880 ? Proviennent-ils des dernières immersions ? *Le Dictionnaire général des pêches* (DE LA BLANCHÈRE 1868) cite encore cette espèce au lac d'Aiguebelette; l'ancienne forme signalée par BELLON ne semble donc pas avoir totalement disparu au XIX<sup>e</sup> siècle; et si des différences existent entre nos deux Lavarets, elles peuvent être d'origine fort ancienne.

Quant à Fatio, il paraît n'avoir eu connaissance que des tentatives du comte de CHAMBOST; il écrit, en 1890: « ... le Lavaret a pu être introduit facilement et avec succès, il y a une dizaine d'années, dans le petit lac d'Aiguebelette... »

En procédant à un sondage biométrique dans ce lac, mon intention était de préciser quelles étaient les différences réelles avec le Lavaret du Bourget, les nombres de 39 à 41 branchiospines que donne KREITMANN étant d'évidence fournis par une série dérisoire. STEINMANN, dans sa monographie actuellement en cours d'impression, ne parle du Lavaret d'Aiguebelette qu'incidemment. Il le confond, sur la foi de FATIO, avec celui du Bourget et le déclare Kleinfelchen, lui attribuant une longueur de 15 à 30 cm. ! C'est certainement une erreur, FATIO indique 28 à 35 et 45 cm. pour le Lavaret du Bourget. Il ne donne aucune mesure concernant celui d'Aiguebelette qu'il n'a probablement jamais vu. KREITMANN, lui non plus, ne fait aucune allusion à la taille de notre Corégone.

La grosse majorité des 74 Lavarets d'Aiguebelette qui m'ont passé entre les mains (non compris deux individus dont je reparle plus loin) dépassent 40 cm. Voici leur répartition par âge :

TABLEAU 1.

*Âges et Longueurs moyennes des Lavarets d'Aiguebelette.*

1 individu de	4 ans	30,2 cm.		
16	» 5 ans	moyenne 36,6	» 22%	de l'ensemble
43	» 6 ans	» 41,6	» 59%	»
5	» 7 ans	» 44,6	» 7%	»
6	» 8 ans	» 48,3	» 8%	»
1	» 9 ans	52	»	
1	» 10 ans	53,4	»	

A elle seule, la différence considérable de taille entre le Lavaret et la Bondelle — 40 cm. est un grand maximum pour la Bondelle du lac de Neuchâtel — m'empêche de partager l'opinion formulée par STEINMANN que ces deux formes sont très voisines. En outre, la morphologie du Lavaret d'Aiguebelette, plus encore que celle du Lavaret du Bourget se rapproche — sauf pour le nombre des branchiospines — beaucoup plus de la Palée que de la Bondelle. Il n'y a guère, biométriquement, que les proportions de la tête (rapport M/3) qui justifieraient l'affirmation de STEINMANN. C'est ce que montre le tableau 2, que j'ai réduit pour le rendre plus lisible aux caractères essentiels et à des moyennes arrondies.

TABLEAU 2.

*Comparaison des Lavarets avec la Palée et la Bondelle.*

	Bondelle Neuchâtel	Lavaret Bourget	Lavaret Aiguebelette	Palée Neuchâtel
Br, nombre de branchies	34	38	39	27
Ec, nombre d'écaillés . .	81	83,5	86	89,5
Indice N' . . . . .	74	107	117	118
Indice N'' . . . . .	326	286	282	282
Rapports:				
D/F, base dorsale/base anale . . . . .	87,5	108,5	115	112
C/D, hauteur/longueur de la dorsale . .	177	149	148,5	149,5
M/3, hauteur/longueur de la tête . . .	69,5	69,5	70,5	72,5
3/1, longueur tête/ longueur corps .	16,8	16,4	16,2	16
L/7, haut./long. pédicule	75,5	86,5	87,5	86,5
Longueurs mesurées:				
Individus de 5 ans . . .	32 cm.	37 cm.	36,5 cm.	41,5 cm.
Individus de 6 ans . . .	33,5 cm.	39,5 cm.	41,5 cm.	46,5 cm.

*Présence de deux Corégones du Léman.*

Les moyennes diverses que je fournis ne comprennent pas deux des individus mesurés que je considère comme provenant des immersions d'alevins originaires de Thonon. Ils ont en effet des arcs branchiaux de Palée avec 23 et 26 branchiospines au premier arc, tandis que le reste du lot se répartit comme suit:

Branch. . . . .	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Fréquences . . .	1	1	1	3	5	5	10	9	18	12	4	4	2



Ces deux Corégones mis à part sont les seuls qu'il soit légitimement possible de rapporter à la forme actuelle du Léman, à la Palée par conséquent. L'un, avec 36,6 cm., accuse 5 ans; l'autre, 52,2 cm., 7 ans. Ce dernier se trouve un des plus grands de toute la série, sans être un des plus vieux.

*Résultats probables des immersions.*

Il faudrait mesurer un bien plus grand nombre d'individus pour évaluer convenablement la part que les essais de repeuplement ont en réalité dans le rendement actuel des pêches. L'exemple des deux Palées prouve en tout cas qu'on récupère à l'occasion à l'état adulte des alevins introduits. Il est trop tôt pour affirmer que les poissons issus du Léman se reproduisent ou non dans leur nouveau milieu. Une série de 74 individus est également insuffisante pour apprécier l'apport de Lavarets en provenance du Bourget. L'examen des fréquences des nombres de branchiospines laisse pourtant entrevoir une certaine asymétrie de la répartition. On peut voir ci-dessus que le mode, très net, se place à 40, et qu'il y a 22 individus au-delà contre 35 en deçà. On a l'impression qu'un deuxième mode se dessine à 38 branchiospines, ce qui correspond à la moyenne du Lavaret du Bourget. Je crois, sans pouvoir le prouver, que cette répartition asymétrique s'explique par la présence d'une notable proportion de Lavarets du Bourget (mode et moyenne à 38 br.) tandis que la majorité des individus pêchés sont des Lavarets autochtones (mode à 40).

L'examen du nombre des écailles de la ligne latérale donne une impression identique. Voici la répartition des fréquences:

Ecailles . .	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94
Fréquences	1	2	1	1	3	2	3	10	5	3	8	6	9	7	4	2	1	2	3

Ce n'est pas, apparemment, une répartition de race pure. On a bien l'impression d'un mélange avec un mode se dessinant à 83 et un second entre 86 et 89. Or, la moyenne du nombre des écailles chez le Lavaret du Bourget est justement voisine de 83. Il me semble qu'il y a plus qu'une coïncidence. Cette constatation m'engage à admettre la présence de deux formes de Lavarets. Les plus nombreux qui ont en moyenne 40 branchiospines et 88 écailles seraient les autochtones, les Lavarets du Bourget seraient les moins abondants.

Si cette interprétation est acceptée, on peut admettre qu'on récupère une partie des alevins du Bourget immergés dans le lac, mais rien ne prouve que ces individus se reproduisent en quantité.

*Caractères biométriques du Lavaret d'Aiguebelette.*

Les moyennes fournies par les 74 individus que j'ai mesurés doivent être considérées comme entachées d'erreur, si l'on admet qu'il s'agit d'un mélange partiel avec le Corégone du Bourget. Le tableau comparatif que je publie ne donne sans doute pas exactement les caractères biométriques véritables du Corégone autochtone du lac d'Aiguebelette. (Tableau 3)

Ces données peuvent être confrontées avec celles du tableau 2 de mon travail sur le Corégone actuel du Léman (p. 804).

On pourrait penser que les différences enregistrées entre les deux lacs ne sont pas raciales, et supposer qu'elles sont dues à l'âge des sujets, d'autant plus que les grands individus d'Aiguebelette se rapprochent étonnamment de la Palée, dont la croissance est supérieure à celle du Lavaret. Par exemple, le nombre des branchiospines et celui des écailles latérales, pour nous en tenir à ces deux caractères, pourraient augmenter chez les vieux Lavarets qui dominent à Aiguebelette, et expliquer les différences constatées. Pour essayer d'éliminer cette cause d'erreur, j'ai confronté les moyennes fournies par des individus de même âge. J'ai choisi ceux de 5 ans. Je n'en ai malheureusement que 16 à Aiguebelette, nombre trop modeste, mais pourtant déjà suffisant pour montrer que les écarts entre les deux lacs ne sont pas dus uniquement à l'âge des sujets. C'est ce que semble indiquer le tableau 4, que j'ai réduit aux rapports pour lesquels les écarts entre les deux types sont supérieurs à trois fois l'erreur moyenne chez le Lavaret d'Aiguebelette.

J'ai naturellement calculé l'erreur moyenne avec exactitude mais je ne l'indique, pour simplifier, qu'avec une décimale.

Les nombres de branchiospines (comme ceux des écailles latérales) et la longueur du corps sont pratiquement les mêmes. En se basant sur ces caractères on pourrait conclure à l'identité des deux formes. Les écarts entre les populations totales seraient alors interprétés comme une variation d'une branchiospine ou, au maximum, deux écailles en fonction de l'âge. En revanche, les rapports de

TABLEAU 3.

*Caractères biométriques des Lavarets du lac du Bourget  
et du lac d'Aiguebelette.*

Moyennes, erreurs moyennes, écarts étalons ( $\bar{E}c$ ) et coefficients  
de variation (c.v.).

	Bourget	Aiguebel.
Br (branchiospines du 1 <sup>er</sup> arc.) . . .	38,08 $\pm$ 0,31 éc. 3,04 c.v. 7,98	39,2 $\pm$ 0,28 2,44 6,22
Ec (écailles ligne latérale) . . . . .	83,57 $\pm$ 0,45 4,43 5,18	85,85 $\pm$ 0,48 4,12 4,79
N' (indice = D/F + Ec — 6/C) . . .	106,21 $\pm$ 0,86 8,6 8,1	116,78 $\pm$ 1,14 9,74 8,34
N'' (indice = C/D + 10 fois 6/1) . . .	285,46 $\pm$ 1,28 12,73 4,46	281,82 $\pm$ 1,74 14,97 5,31
D/F (base dorsale sur base anale) . .	108,69 $\pm$ 0,74 7,45 6,86	114,86 $\pm$ 1,08 8,87 7,72
C/D (longueur sur base dorsale) . . .	143,03 $\pm$ 0,82 8,07 5,42	148,58 $\pm$ 1,17 10,02 6,75
3/1 (longueur tête sur longueur du corps) . . . . .	16,41 $\pm$ 0,05 0,5 3,05	16,2 $\pm$ 0,08 0,66 4,05
6/C (longueur pectorale sur longueur dorsale) . . . . .	84,15 $\pm$ 0,36 3,55 4,22	85,04 $\pm$ 0,46 3,93 4,62
6/1 (longueur pectorale sur longueur du corps) . . . . .	13,6 $\pm$ 0,06 0,64 4,74	13,32 $\pm$ 0,09 0,73 5,47
M/3 (hauteur sur longueur tête) . . .	69,51 $\pm$ 0,22 2,17 3,12	70,56 $\pm$ 0,29 2,46 3,49
L/7 (hauteur sur longueur du pédicule caudal) . . . . .	86,52 $\pm$ 0,85 8,92 9,82	87,59 $\pm$ 1,15 9,86 11,25
4/3 (diamètre de l'œil sur longueur tête) . . . . .	20,06 $\pm$ 0,08 0,84 4,1	18,54 $\pm$ 0,1 0,84 4,52
5a (longueur calculée individus à 5 ans)	37,19 $\pm$ 0,14 1,28 3,39	37,92 $\pm$ 0,69 2 5,3
6a (idem à 6 ans) . . . . .	39,65 $\pm$ 0,37 1,55 6,1	42,03 $\pm$ 0,27 1,59 3,77

proportions que j'ai retenus sont nettement différents, de même que l'indice N'.

TABLEAU 4.  
*Comparaison des Lavarets de 5 ans.*

		Moyennes de quelques valeurs	
		Lavarets du Bourget	Lavarets d'Aiguebelette
Br	Branchiospines . . . . .	37,7	37,9 $\pm$ 0,7
N'	Indice égal à $D/F + Ec - 6/C$ . .	107,6	122,2 $\pm$ 2,3
D/F	Base dorsale/base anale. . . . .	108,4	117,2 $\pm$ 2,3
4/3	Diamètre de l'œil/longueur de la tête . . . . .	19,9	19 $\pm$ 0,2
	Longueur du corps. . . . .	36,7 cm.	cm. 36,6 $\pm$ 0,4

Ces différences ont-elles oui ou non une signification ? Les statisticiens admettent la signification d'un écart entre deux moyennes lorsque la différence est supérieure à trois fois l'erreur moyenne. L'examen du tableau 3 montre déjà que tel est bien le cas quand on considère l'ensemble des deux lots. Le tableau 4, qui ne comporte que des individus de même âge, confirme la réalité objective de cette différence.

Ces résultats autorisent sans doute à penser que le Lavaret du Bourget et celui d'Aiguebelette sont des formes distinctes malgré leur extrême ressemblance. En effet, la croissance étant sensiblement la même, il me paraît difficile d'admettre que les différences révélées par la biométrie sont imputables aux conditions de milieu.

D'autre part, comme je l'ai indiqué précédemment, les moyennes de différentes mesures et de certains rapports rapprochent le Lavaret d'Aiguebelette de la Palée. C'est le cas en particulier pour l'indice N'. On pourrait y voir des convergences écologiques, mais je suis incapable, pour le moment en tout cas, d'apprécier dans quelle mesure ces analogies dépendent des conditions d'existence.



Nº 19. **A. Bairati**<sup>2</sup> und **F. E. Lehmann**. — Über die Feinstruktur des Hyaloplasmas von *Amoeba proteus*<sup>1</sup>. (Mit 2 Abbildungen.)

(Aus der Abt. für Zoophysiologie des Zoologischen Instituts, dem Theodor Kocher Institut und der Abt. für Elektronenmikroskopie des chemischen Instituts der Universität Bern.)

1. **Fragestellung.** Solange nur die lichtmikroskopischen Methoden zur Verfügung standen, galt das Zytoplasma einer Zelle, nach Entfernung aller sichtbaren Gebilde (Kern, Mitochondrien, Vakuolen etc.) als eine kolloidale durchsichtige oder hyaline Substanz, die kein besonderes morphologisches Interesse bot. Erst im Bereich des Submikroskopischen vermutet man heute für diesen wichtigen Teil der lebenden Zelle eine Fülle von Strukturen verschiedener Art (kugelige Mikrosomen und gestreckte Mikrofibrillen) (FREY-WYSSLING 1949).

Wir haben nun das Hyaloplasma von *Amoeba proteus*, das als Prototyp des homogenen Zytoplasmas gilt, der elektronenmikroskopischen Untersuchung unterworfen. Am Hyaloplasma der Amoebe sind Lebendbeobachtungen leicht durchführbar. Für unsere Zielsetzung war es besonders erwünscht, die elektronenmikroskopischen (E.M.) Bilder so gut als möglich auf die in vivo beobachteten Zustände zu beziehen. *Amoeba proteus* eignet sich hiefür sehr gut, da sie schon von zahlreichen Autoren in lebendem wie in fixiertem Zustand untersucht worden ist. Das Hyaloplasma lebender Amöben wurde mit dem Phasenkontrast-, dem Dunkel-feld- und dem Polarisationsmikroskop untersucht. Mit den gleichen Instrumenten wurde der Einfluss verschiedener Fixierungsflüssigkeiten auf die Plasmastruktur der Amoebe direkt verfolgt. Ferner wurden Fragmente des Hyaloplasmas, vor allem zentrifugierter Amöben (ANDRESEN), in unfixiertem Zustand oder nach An-

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Unterstützung von Arbeitsbeschaffungsmitteln des Bundes und der Stiftung Dr. J. de Giacomi der SNG. und unter Benutzung eines Elektronenmikroskops (E.M.) von Trüb-Täuber.

<sup>2</sup> Gast des Theodor Kocher Instituts (Oktober bis Dezember 1950), jetzt Anatomisches Institut der Universität Bari, Italien.

wendung verschiedener Fixierer im E.M. untersucht und photographiert. Aus diesen vergleichenden Studien ergeben sich einige Beiträge zur Frage, wie weit die im E.M. gefundenen Bilder als den lebenden Strukturen äquivalent zu gelten haben.

2. **B e f u n d e.** Als Hyaloplasma bezeichnen wir bei der Amoebe das gesamte hyaline zytoplasmatische Material, in dem sämtliche Vakuolen und sichtbaren Granula, sowie der Kern suspendiert sind, gleichgültig, ob es sich im Sol- oder im Gelzustand befindet. Relativ rein, das heisst ohne gröbere Einschlüsse, ist es vor allem in der hyalinen Kappe der vorstossenden Pseudopodien bei der normalen Amoebe sichtbar (Abb. 1 a). Es kann durch Zentrifugierung in einer breiten Schicht in der Amoebe konzentriert werden. Dann befindet es sich sehr häufig gänzlich im Gelzustand.

Im Phasenkontrast und noch deutlicher im Dunkelfeld erscheint das lebende Hyaloplasma als eine viscöse Suspension feinsten Granula, die an den Grenzen der lichtoptischen Nachweisbarkeit liegen. Tritt das Hyaloplasma aus einer gequetschten Amoebe aus, dann zeigt der austretende Strom eine deutliche Strömungsdoppelbrechung. Sie klingt rasch ab, wenn die Strömungsgeschwindigkeit zurückgeht. Diese Beobachtungen lassen vermuten, dass das Hyaloplasma im Solzustand eine Flüssigkeit ist, in der längliche Elemente (Proteine ?) und zahlreiche kugelige Mikrosomen suspendiert sind. Das Plasmasol in nicht fixierenden Flüssigkeiten. Tritt das Sol aus der Amoebe in einem Medium aus, das aus destilliertem Wasser oder Ringerlösung oder Glucose oder Saccharose besteht, so verteilt es sich langsam ohne optisch nachweisbare Veränderungen. Gelangt das Sol dagegen in die Sulfat-, Mg- und Ca-reiche Zuchtlösung von Tubifex, so entsteht sofort

---

ABB. 1 a. — Pseudopodium einer Amoebe mit grosser Hyaloplasmakuppe, nach Fixierung mit Zenker. In der ursprünglich homogenen Kuppe grobes Gerinsel. 850  $\times$  (Phasenkontrast).

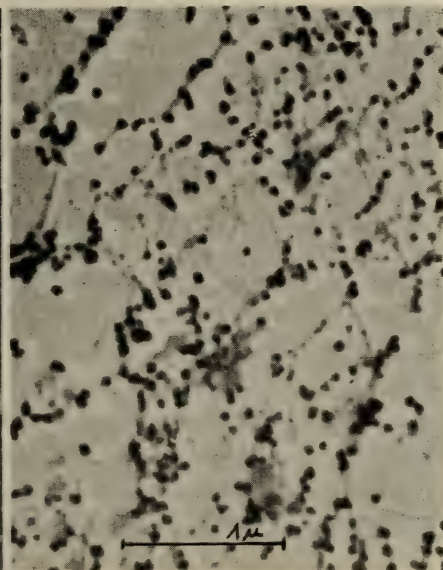
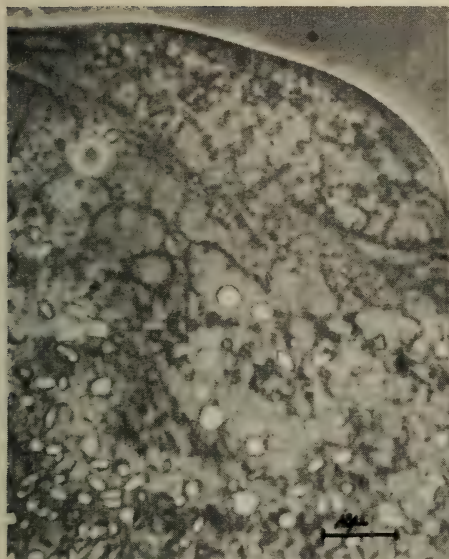
ABB. 1 b. — Hyaloplasma in destilliertem Wasser suspendiert und auf Folie aufpräpariert. Globuläre Partikel verschiedener Grösse. E.M.-Bild 21000  $\times$ . Goldbeschattet.

ABB. 1 c. — Wie 1 b präpariert, Rand des Präparates. Faserige Komplexe, z. T. mit eingeschlossenen Mikrosomen. E.M.-Bild 21000  $\times$ . Goldbeschattet.

ABB. 1 d. — Hyaloplasma in Mg- und Ca-haltiger Salzlösung suspendiert. Deutliche Reticularstruktur. Mikrosomen grossenteils in Fasern eingelagert. 21000  $\times$ . Transparenzbild.

A

B



C

D

ABB. 1 a-d.



ein sehr feines fädiges Maschenwerk, in dem die Granula als Ketten eingelagert sind.

Das Plasmasol in fixierenden Flüssigkeiten. Ausfliessendes Sol bildet in Formol oder dem Gemisch von Bensley ein Netzwerk feinsten Fäden und reichlich angehäufter Granula. In Osmiumsäure ist einzig das Aufhören der Brownschen Bewegung zu sehen, Fäden sind mit lichtoptischen Methoden nicht nachweisbar. Unmittelbar und massiv koaguliert wird das ausfliessende Sol durch saure Fixierer und alkoholische Gemische. Es entsteht ein derberes Netzwerk von Fäden, in dem sich überall dichte Gruppen von Granula befinden (s. Abb. 1 a). Im elektronenmikroskopischen Bild finden sich die erwähnten Strukturen wieder und lassen sich besser in ihre Einzelheiten auflösen. Wird das Plasmasol direkt aus destilliertem Wasser aufgetrocknet, so zeigen sich unverbundene kleine Granula, die sich wohl erst beim Auftrocknen zu grösseren Gruppen zusammenlagern (Abb. 1 b). Vermutlich aus der flüssigen Phase entstehen beim Auftrocknen zahlreiche fädige Strukturen verschiedener Dicke (Abb. 1 c).

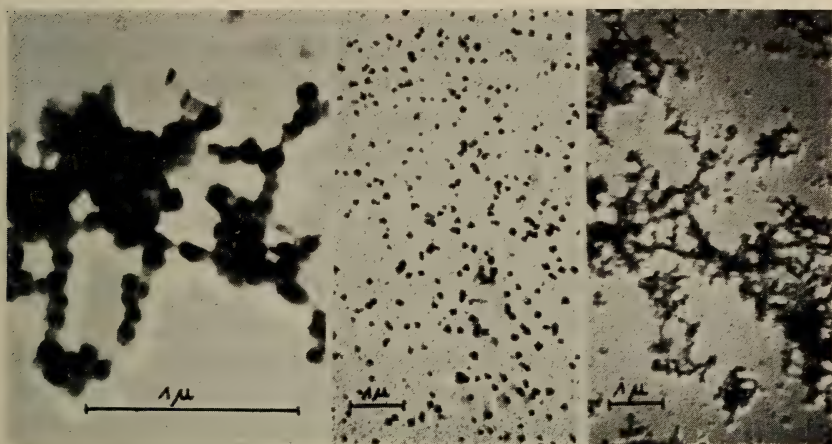
Das in der Zuchtlösung von *Tubifex* leicht gelierende Hyaloplasma zeigt nach Auftrocknen ohne vorhergehende Fixierung ein sehr dünnfädiges und feinmaschiges Reticulum, in dem die Granula eingelagert sind (Abb. 1 d). Hier ist also die fädige und globuläre Phase des Hyaloplasmas zu einer Einheit verbunden.

Die verschiedenen Fixierer ergeben zum Teil feinere Reticula, wie Formol oder Osmiumsäure, oder sehr derbe Reticula wie die sauren Fixierer. Immer findet man jedoch in solchen Komplexen fibrilläre und globuläre Komponenten wieder.

3. Erörterung der Resultate. Nach allen unseren Befunden hat sich das Hyaloplasma von *Amoeba* als sehr reich an submikroskopischen kugeligen Gebilden und an fein dispergierten fädigen Proteinen erwiesen. Die ausserordentliche Labilität dieser Suspension geht deutlich aus unseren Versuchen hervor. Fliesst sie in destilliertem Wasser aus, so bildet sie kein Reticulum, während sie in Ca- und Mg-reicher Lösung rasch ein Netzwerk bildet. Dasselbe zeigen auch die E.M.-Bilder der unfixiert getrockneten Hyaloplasmasuspensionen. Wir schliessen daraus, dass schon Erdalkalijonen genügen, um das Plasmasol zum Gel werden zu lassen.



Ob sich hierbei die gelösten Proteine allein zu Fäden zusammenlegen, in die die kugeligen Teilchen miteinbezogen werden, oder ob sich auch kugelige Teilchen z. T. in Fäden umwandeln, können wir noch nicht entscheiden. Viele Indizien sprechen dafür, das das gelierte Hyaloplasma kontraktile ist und das Plasmasol vorwärts



A

B

C

ABB. 2 a. — Hyaloplasmafragment nach Vorfixierung mit Formalin. Kugelnketten. 28000  $\times$ .

ABB. 2 b. — Na-Caseinat. Globuläre Partikel. Vorfixierung Formalin + Essigsäure. 7000  $\times$  (Photo Wahli).

ABB. 2 c. — Na-Caseinat. Reticuläre Struktur. Vorfixierung Formalin. 7000  $\times$ .

treibt (DE BRUYN 1947). DE BRUYN stellt sich dieses Gel als dreidimensionales Netzwerk von Proteinmolekülen vor, die durch Seitenketten mit einander vernetzt sind. An dieser Hypothese dürfte die Vorstellung des Netzwerks richtig sein, dagegen sind die Dimensionen wohl gröber (im E. M. gut sichtbare Fäden) und die Struktur komplexer (Fäden und Kugeln). Wir vermuten, in den von uns gefundenen Reticula die ersten konkreten Hinweise auf die Struktur des kontraktilen Gelreticulums und den reversiblen Mechanismus der Sol-Gelumwandlung bei der Amöbe vor uns zu haben.

Bei der Einwirkung der nicht oder nur wenig strukturvergrößernden Fixierer wie Formol oder Osmiumsäure, erhalten wir im E. M.-Bild relativ zarte Reticula, die bis zu einem gewissen

Grade den in vivo vorkommenden Reticula äquivalent sein dürften. Dagegen betrachten wir es als sehr unwahrscheinlich, auch mit diesen "schonenden" Fixierern Äquivalenzbilder des Plasmasols zu erhalten, da dieses bei seiner Labilität vermutlich sofort in ein Reticulum übergeht. Es ist also mit grosser Wahrscheinlichkeit damit zu rechnen, dass es heute auch mit "schonenden" Methoden nur schwer gelingen dürfte, E. M.-Bilder des Zytoplasmas zu erhalten, die ein zuverlässiges Äquivalenzbild von der Verteilung des Sol- und des Gelzustandes in der Zelle geben. Nur die Kombination verschiedener Untersuchungsmethoden an der lebenden Zelle wird es erlauben, die E. M.-Bilder kritisch zu interpretieren. In noch höherem Masse ist Vorsicht geboten bei der Interpretation von Material, das mit sauren Fixierern erhalten wurde. Hier liegt ein z. T. sehr derber Filz von koagulierten Bestandteilen des Hyaloplasmas vor. Immerhin sind auch hier in vielen Fällen noch die Grundbestandteile zu erkennen.

Die hier ausgesprochene Mahnung zur Vorsicht in der Beurteilung von E. M.-Bildern des Hyaloplasmas darf aber nicht im schematischer Weise auf alle anderen Zellstrukturen ausgedehnt werden. Sie gilt wohl in erster Linie für Suspensionen labiler und wasserreicher Kolloidgebilde (s. a. FREY-WYSSLING 1949, S. 300) und nicht unbedingt für stabilere Gelkörper wie Muskel- oder Sehnenfasern. Wir haben neuerdings in Zusammenarbeit mit H. WAHLI gefunden, dass Kaseinlösungen instruktive Modelle sehr labiler Kolloidlösungen sind. Hier können je nach der Präparationsmethode grosse oder kleine Kugeln oder Fragmente von Reticula erhalten werden, die aus Kugelketten bestehen. Alle diese Gebilde haben eine auffällige Ähnlichkeit mit den Gebilden, die sich in den E. M.-Bildern des Hyaloplasmas der Amöbe finden. In Zukunft wird weiter zu prüfen sein, wie weit das Verhalten von Proteinlösungen übereinstimmt mit demjenigen des Hyaloplasmas der Amöbe.

4. Summary. With several optical methods the hyaloplasm of the ameba has been studied in normal state and under the action of different fixing fluids. Preparations of these various reaction types of the hyaloplasm have been studied with the electron microscope. We come to the conclusion that the hyaloplasm represents a solution of proteins in which numerous very small

microsomes are suspended. This system is capable under the influence of Ca- or Mg-Ions to form a very fine network of fibres, which include also the microsomes and to build up a presumably contractile gel-like system. This mass apparently can transform itself in vivo again into a sol. It remains a sol when squeezed out in distilled water. This very labile and highly hydrated system produces in the case of osmic acid or formalin rather fine networks, in the case of acid mixtures a rather coarse coagulum of fibres and microsomes. It is demonstrated that the behaviour of solutions of caseine shows some striking structural analogies to that of the hyaloplasm of *Amoeba proteus*.

### LITERATUR

1942. ANDRESEN, N. *Cytoplasmic components in the amoeba Chaos Chaos* Linné. C.R. Lab. Carlsberg, Sér. chim. 24, 139-184.
1949. BAIRATI, A. *Alcuni dati di microscopia elettronica sul protoplasma della Amoeba proteus*. Boll. della soc. ital. di biol. speriment., 25.
1947. DE BRUYN, P. P. H. *Theories of amoeboid movement*. Quart. Rev. biol., 22, 1-24.
1949. FREY-WYSSLING, A. *Physicochemical behaviour of Cytoplasm*. Research, 2, 300-307.
1950. LEHMANN, F. E. *Globuläre Partikel als submikroskopische Elemente des tierischen Zytoplasmas*. Exper., 6, 382.
1931. MAST, S. O. *Locomotion in Amoeba proteus*. Protoplasma, 14, 321-330.

---

Nº 20. **Walter Fritz.** — Über die Möglichkeit einer Übertragung von Toxoplasma vom Hund auf den Menschen und über das Vorkommen des Erregers bei Tieren. (Mit 2 Tabellen)

(Aus dem Hygienischen Institut der Universität Basel. Vorsteher: Prof. Dr. med. J. Tomcsik.)

Toxoplasma gehört in die Gruppe der Protozoa (SPLENDORE, SABIN, u. a.); die systematische Stellung innerhalb derselben ist vorläufig noch unklar. Verschiedene Autoren sind der Ansicht,



dass der Erreger einer bereits bestehenden Klasse zuzurechnen sei, während z. B. Biocca die Toxoplasmen zu einer selbständigen Einheit innerhalb der Protozoa zusammenfasst.

Toxoplasma ist ein obligat intrazellulärer Parasit; seine Erscheinungsform ist polymorph, zur Diagnose wird hauptsächlich die extrazelluläre spindelartige Form benützt, die eine Länge von 4—7  $\mu$  und eine Breite von 2—4  $\mu$  aufweist und wie alle Stadien mit einem Kern versehen ist.

Durch diesen Erreger kann bei Mensch und Tier eine Erkrankung herbeigeführt werden, die bei Kindern und vielen Tieren öfters eine akute, bei erwachsenen Personen sowie bei Ratten jedoch meist eine latente Form aufweist. Dabei werden im akuten Falle vorwiegend Lunge, Leber, Milz und das Zentralnervensystem befallen. Zahlreiche Publikationen weisen auf diese Tatsachen hin.

In neuester Zeit hat nun FANKHAUSER 8 Fälle einer akuten Toxoplasmose beim Hund festgestellt. Diesbezügliche Publikationen sind bereits erschienen, teils befinden sie sich noch im Druck. 7 dieser Fälle dienten unserer Untersuchung als Grundlage, dabei konnte Fankhauser bei 6 Tieren eine Toxoplasmose histologisch einwandfrei nachweisen. Bei einem weiteren Hund ist der Nachweis des Erregers noch nicht gelungen, die Symptome sprechen jedoch sehr für eine Erkrankung gleicher Art. Nachfolgend seien einige Punkte des klinischen Bildes (nach Fankhauser) herausgegriffen:

1. Junge Hunde, Krankheitsdauer 1—10 Wochen, alles weibliche Tiere.
2. Appetitverlust, Fieber, eventuell flüchtiges Exanthem an Bauch und Schenkel, Tränenfluss oder serös-eitriger Augenausfluss, Augenhintergrund ohne Veränderungen; eventuell Rhinitis, Pneumonie, Atemgeräusche, Erbrechen, Durchfall; Leber und Milz können vergrößert sein.
3. Im Zentralnervensystem: Psychische Veränderungen, Uebererregtheit, mehr oder weniger hochgradige Lähmungen, Zuckungen, eventuell Anfälle, Ataxie, Manögebewegungen, Hyperreflexie, Ueberempfindlichkeit. Der Liquor zeigt zuweilen eine xanthochrome Färbung.
4. Im Gegensatz zu den Befunden beim Menschen wurden nicht gefunden: Chorioretinitis, Hydrocephalus und cerebrale Verkalkungen.

Um zur Klärung des Problems beitragen zu können, ob eine Uebertragung von *Toxoplasma* von kranken Hunden auf den Menschen erfolgen kann, haben wir eine Reihe von Personen untersucht, welche sich mit den oben erwähnten 7 Hunden in engerem Kontakt



befanden<sup>1</sup>. Dieser Gruppe stellen wir als Kontrolle eine Reihe von wahllos ausgesuchten Personen gegenüber, deren Seren wir vom hiesigen Blutspendedienst erhielten (s. a. ROTH und FRITZ). Zur serologischen Untersuchung auf Toxoplasma-Antikörper wurde der Neutralisationstest nach SABIN benützt. Die untersuchten Gruppen von Personen aus beiden Geschlechtern und verschiedenen Altersklassen zeigten keine für Toxoplasma typischen Symptome.

Unsere Untersuchungen ergaben folgendes Resultat:

A. Umgebungsuntersuchungen:			
Total untersucht	. . . . .	23	Personen
davon negativ	. . . . .	19	
fragl. positiv	. . . . .	1	} 17%
positiv	. . . . .	3	
<hr/>			
B. Kontrolluntersuchungen:			
Total untersucht	. . . . .	54	Personen
davon negativ	. . . . .	42	
fragl. positiv	. . . . .	3	} 22%
positiv	. . . . .	9	

Eine Übertragung von Toxoplasma vom Hund auf den Menschen erscheint auf Grund unseres Materials also nicht wahrscheinlich. Der Anteil an positiven resp. fraglich positiven Fällen der Umgebungsuntersuchungen (17%) ist vergleichbar mit den entsprechenden Werten der Kontrollgruppe (22%).

Diese Werte müssen als Resultat einer latenten Infektion oder als Folge eines Einflusses von unspezifischen Faktoren gewertet werden. Es ist sehr unwahrscheinlich, so es sich um eine latente Infektion handeln sollte, dass 22% der Kontrollgruppe Personen waren, die einen mit Toxoplasma infizierten Hund besaßen. Fankhauser kann seinen Toxoplasma-Funden beim Hund ca. 300 andere Hundeuntersuchungen gegenüberstellen, sodass also innerhalb einer Untersuchungsgruppe der Erreger bei ungefähr 3% der Tiere gefunden wurde.

<sup>1</sup> Herrn Dr. R. FANKHAUSER, vet. ambulat. Klinik, Bern (Prof. Dr. W. HOFMANN), Abt. für vergleichende Neurologie (Prof. Dr. E. FRAUCHIGER), möchten wir auch an dieser Stelle herzlich danken für die freundliche Unterstützung zur Ermöglichung unserer Untersuchungen.

Wir sind gegenwärtig damit beschäftigt, das Zahlenmaterial dieser Untersuchungen, soweit dies möglich ist, zu erhöhen, eine Forderung, die selbstverständlich zu Recht besteht. Dies umsomehr, als Untersuchungen von OTTEN, WESTPHAL und KAJAHN andere Ergebnisse zeitigten.

Um das Vorkommen von *Toxoplasma* bei Ratten und Feldhasen zu prüfen, haben wir Versuche zur direkten Isolierung des Erregers durch intracerebrale und intraperitoneale Beimpfung von weissen Mäusen mit Tiermaterial ausgeführt <sup>1</sup>. Das Material wurde uns in verdankenswerter Weise vom hiesigen Gesundheitsamt und Dr. R. FANKHAUSER (Ratten) und von Prof. Dr. A. WERTHEMANN und dem Zoologischen Garten Basel (Feldhasen) zur Verfügung gestellt. Wir benutzten von den Ratten, die ja an einer *Toxoplasma*-infektion nur latent erkrankten, stets Hirnmaterial, während von den Feldhasen in der Regel Gehirn, Milz, Leber und Lunge zur Verarbeitung gelangten <sup>2</sup>.

A. Ratten (Gehirn):		
Total untersucht	. . . . .	65 Tiere
Isolierung nicht gelungen	. . . . .	64
Isolierung zweifelhaft	. . . . .	1
B. Feldhasen (Gehirn, Milz, Leber, Lunge):		
Total untersucht	. . . . .	7 Tiere
Isolierung nicht gelungen	. . . . .	6
Isolierung gelungen	. . . . .	1

Bei der zweifelhaften Isolierung innerhalb der Gruppe der Ratten gelang uns der Nachweis des Erregers nicht, die beimpften Mäuse sterben jedoch unter encephalitischen Erscheinungen alle 5—6 Tage, wie dies ja auch für eine Toxoplasmose typisch ist. Ob es sich hier um Fremdinfection oder um eine spezielle Form einer Toxoplasmose handelt, wird gegenwärtig untersucht und es soll hierüber später berichtet werden.

<sup>1</sup> Herrn Dr. W. ROTH, der uns in das Gebiet der Toxoplasmose einführte und uns stets mit Rat und Tat zur Seite steht, sei hier mein verbindlichster Dank zum Ausdruck gebracht.

<sup>2</sup> In der Literatur sind bei beiden Tierarten bereits Toxoplasmainfektionen festgestellt worden (z.B. PERRIN, BRIGHAM und PICKENS: Savannah (U.S.A.), Ratten; CHRISTIANSEN, WIKTOR etc.: Dänemark resp. Stanleyville (Belg. Kongo), Hasen; WERTHEMANN (unveröffentlicht), Basel: Feldhasen.

Bei den Feldhasen ist der Nachweis des Erregers in einem Falle und zwar in der 6. Mäusepassage gelungen, seither konnten wir trotz regelmässigen Tod der Tiere kein Toxoplasma mehr finden. Histologisch konnte WERTHEMANN bereits vorgängig unseres Nachweises bei diesem Feldhasen im Schnittpräparat Erreger finden.

Unsere Ergebnisse sind recht vorsichtig zu bewerten. In der Literatur wird eine weit höhere Prozentzahl für die Toxoplasmainfektion bei diesen Tieren angegeben (PERRIN, BRIGHAM und PICKENS: Ratten, 8,7%; CHRISTIANSEN: Hasen 8,75%). Möglicherweise ist hier die Zeitdauer vom Tod der Tiere bis zu deren Aufindung, Übermittlung zur Untersuchung und bis zur Impfung des Materials auf Mäuse von ausschlaggebender Bedeutung. Diese Zwischenzeit dürfte bei uns in etlichen Fällen ziemlich lange gewesen sein. Immerhin kann wohl angenommen werden, dass eine "isolierbare" Infektion der Ratten durch Toxoplasma in unserem Gebiet nicht in dem Masse besteht, wie in anderen Gebieten, über die in der Literatur berichtet wird. Serologische Untersuchungen bezüglich dieses Problemkreises sind im Gange.

Um der Frage nach dem Infektionsmodus von *Toxoplasma* näher zu kommen, wurden schliesslich noch Beobachtungen angestellt über das zeitliche Auftreten des Erregers im Blut infizierter Kaninchen und Meerschweinchen. Schon zu verschiedenen Malen sind in der Literatur Untersuchungen in dieser Richtung publiziert worden (s. u. a. BLANC, BRUNEAU und CHABEAUD) und während der Zeit unserer eigenen Versuche erschien eine von uns völlig unabhängige Arbeit von JONES in Amerika über dieses Problem.

Wir selbst haben für unsere Zwecke Kaninchen und Meerschweinchen intracutan massiv mit Toxoplasma beimpft und den so infizierten Tieren 3—10 Tage später Blut entnommen. Dieses Blut wurde mit Zitrat zur Verhütung der Gerinnung geschüttelt und sofort intracerebral und intraperitoneal auf Mäuse gespritzt.

Gehirn, Exsudat, Leber und Milz dieser Mäuse wurden sodann später auf Toxoplasma untersucht.

Aus den Tabellen kann entnommen werden, dass Toxoplasma vom 3.—10. Tag nach der Infektion im Blut der untersuchten Tiere vorhanden ist. Am 10. Tage nach der Infektion scheinen die Parasiten wieder aus dem Blut zu verschwinden, bekannterweise dürfte um diesen Zeitpunkt herum ja auch die Antikörperbildung einsetzen.

*Das zeitliche Auftreten von Toxoplasma im Blute infizierter Kaninchen.*

Tag nach Infektion	Tod der Maus nach der Impfung (Tag)	Toxoplasma in der Maus:			
		Gehirn	Exsudat	Leber	Milz
3.	3.	Ø	Ø	Ø	Ø
3.	4.	Ø	Ø	Ø	Ø
3.	14.	Ø	Ø	Ø	Ø
3.	13.	±	±	Ø	Ø
3.	26.	±	±	Ø	Ø
3.	25.	±	±	±	±
3.	11.	+	+	+	+
5.	30. (Gas)	±	Ø	±	±
5.	30. (Gas)	±	Ø	±	+
5.	30. (Gas)	±	Ø	+	±
5.	12.	+	+	Ø	Ø
5.	11.	+	+	±	±
5.	13.	+	+	+	±
5.	13.	+	+	+	±
5.	9.	+	+	+	+
5.	15.	+	+	+	+
7.	6.	Ø	Ø	Ø	Ø
7.	10.	Ø	Ø	Ø	±
7.	9.	Ø	+	Ø	Ø
7.	9.	Ø	+	Ø	±
7.	10.	+	+	+	+
7.	10.	+	+	+	+
10.	25. (Gas)	±	Ø	±	Ø
10.	25. (Gas)	±	Ø	±	Ø
10.	7.	±	Ø	Ø	±
10.	14.	+	+	+	+

Legende: Ø: kein Toxoplasma; ±: ev. Toxoplasma; +: sicher Toxoplasma.



*Das zeitliche Auftreten von Toxoplasma im Blute infizierter Meerschweinchen.*

Tag nach Infektion	Tod der Maus nach der Impfung (Tag)	Toxoplasma in der Maus			
		Gehirn	Exsudat	Leber	Milz
3.	8.	Ø	Ø	Ø	Ø
3.	14.	+	+	±	±
6.	8.	+	+	+	+
6.	8.	+	+	+	+
8.	7.	±	Ø	±	±
8.	8.	+	+	+	+
10.	7.	±	Ø	±	±
10.	7.	±	±	±	±
10.	7.	±	±	±	±

Legende: Ø: kein Toxoplasma; ±: ev. Toxoplasma; +: sicher Toxoplasma.

Das Überimpfen des Blutes vom Kaninchen resp. Meerschweinchen auf Mäuse ist recht schwierig (wohl infolge des Zitrates); viele Tiere sterben direkt nach dem Spritzen oder einige Stunden später. Vielleicht hängt damit auch die Tatsache zusammen, dass überlebende beimpfte Mäuse nicht infiziert wurden, während Tiere, die mit dem gleichen Blut beimpft worden waren, an einer Toxoplasmainfektion starben. Eine bereits bestehende Immunität der Mäuse scheint, wie andere Beobachtungen an einer grossen Tierzahl aus den gleichen Ställen zeigen, nicht zu bestehen.

Diese Ergebnisse sollen eine Grundlage bilden für weitere Untersuchungen über die Möglichkeit einer Übertragung von Toxoplasma durch blutsaugende Insekten. Ebenfalls sind weitere serologische Untersuchungen von gesunden Tieren sowie von solchen, die an Symptomen erkrankt sind, welchen für eine Toxoplasmose sprechen, gemeinsam mit der vet. ambulat. Klinik Bern geplant.

Wir hoffen so, einen weiteren Einblick in das zum grossen Teil noch unabgeklärte Gebiet der Toxoplasmainfektion bringen zu können.

## LITERATUR

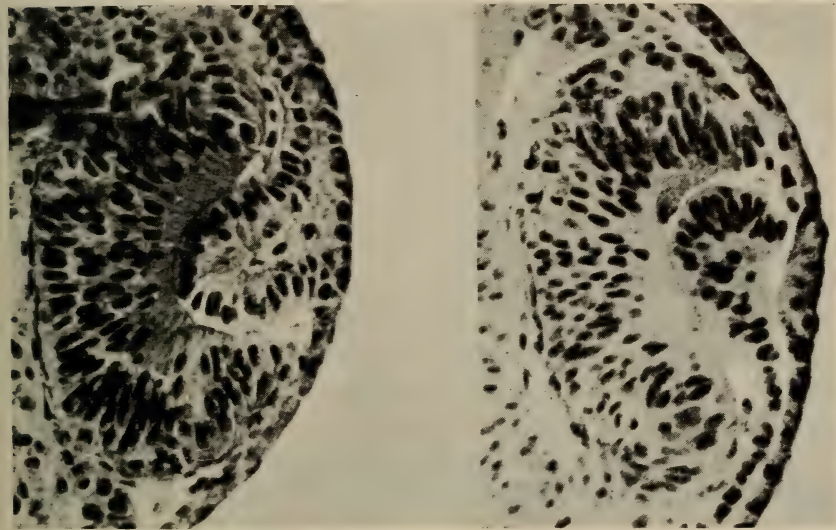
BAMATTER, F., SUTER, E., LEUENBERGER, M. und ROTH, W. Schweiz. Zschr. f. Path. und Bakt., *11*, 531 (1948). — BINKHORST, C. D. Leiden (1948). — BIOCCA, E. Riv. Parasitol., *10*, 73 (1949). — BLANC, G., BRUNEAU, J. und CHABEAUD, A. Ann. Inst. Pasteur, Paris, *78*, 277 (1950). — CHRISTIANSEN, M. Medlemsblad f. den. Danske Dyrlegeforening, *31*, (1948). — FANKHAUSER, R. Med. und Hyg., *165*, (1950); Schweiz. Arch. f. Tierhk., *92*, 217 (1950); Schweiz. Arch. f. Tierhk., *93*, 12 (1951). — FRANCA, C. Jorn. Sci. Mat., Fis. e. Nat., Akad. Sci. Lisboa, *1*, 26 (1917). — JONES, I. A. J. of Inf. Dis., *87*, 78 (1950). — MEYER, H. und ROTH, W. Schweiz. Zschr. f. Path. und Bakt. *12*, 513 (1949). — OTTEN, E., WESTPHAL, A. und KAJAHN, R. Klin. Wschr. (im Druck). — OTTEN, E., PIEKARSKI, G. und WESTPHAL, A. DTW., *58*, 24 (1951). — PERRIN, Th. L., BRIGHAM, G. und PICKENS, E. G. J. Inf. Dis., *72*, 91 (1943). — PIEKARSKI, G. Zbl. Bakter. Orig., *155*, 375 (1950). — ROTH, W. und FRITZ, W. Schweiz. Zschr. f. Path. und Bakt., *13*, 624 (1950). — SABIN, A. B. Proc. Soc. exp. Biol. a. Med., *41*, 75 (1939); Proc. Soc. exp. Biol. a. Med., *51*, 1 (1942). — SPLENDORE, A. Bull. Soc. Path. Exot., *2*, 462 (1909).

Nº 21. **J. Rickenbacher.** — Die Nukleinsäuren in der Augenentwicklung bei Amphibien. (Mit 2 Abbildungen.)

Anatomisches Institut der Universität Zürich.

CASPERSSON und THORELL (1941) haben beim Hühnerembryo in verschiedenen Organen festgestellt, dass der Gehalt der Zellen an Ribosenukleinsäure (RNS) im Moment des intensivsten Wachstums ein Maximum erreicht, um sich wieder zu vermindern, wenn die Differenzierung einsetzt. BRACHET hat bei Amphibien ähnliche Befunde erhoben. Die genannten Forscher haben schon frühzeitig die Vermutung ausgesprochen, dass die RNS irgendwie mit der Proteinsynthese in Zusammenhang stehe. Eingehende quantitative

Untersuchungen, in neuerer Zeit vor allem durch NOVIKOFF und POTTER (1948), haben dieser Vermutung eine solidere Grundlage gegeben, indem sie zeigten, dass das Maximum des RNS-Gehaltes mit dem Maximum des Eiweissaufbaues in der Zelle zusammenfällt.



A

B

ABB. 1 a.

Methylgrün-Pyroninfärbung.

ABB. 1 b.

Die gleiche Färbung nach Behandlung des Schnittes mit kristallisierter Ribonuklease 1:10 000 während 1 Std. bei 60°.

Eine sehr schöne und eindruckliche Bestätigung dieser Befunde erhält man, wenn man das Verhalten der Nukleinsäuren während der Augenentwicklung bei Amphibien verfolgt. Wir arbeiteten mit Keimen von *Triton alpestris* und von *Pleurodeles Waltlii*. Bei beiden konnten wir die gleichen Befunde erheben. Die Keime wurden in Carnoy fixiert und die Nukleinsäuren in den Schnitten mit Hilfe der Methylgrün-Pyroninfärbung zur Darstellung gebracht. Die Spezifität der Pyroninfärbung prüften wir mit kristallisierter Ribonuklease (Abb. 1 a, b).

## I. DIE VERTEILUNG DER NUKLEINSÄUREN IN DER EINZELZELLE.

A. *Arbeitszelle*: In der hochprismatischen Zelle der Augenblase sieht man bei sehr starker Vergrößerung an der Oberfläche ein relativ grobmaschiges Netz, dessen Fäden aus pyronin-affinen Granula bestehen. Das Netz umspinnt einen Teil der Dotterkörner und den Zellkern. Es ist an beiden Enden der Zellen dichter als im Zwischenstück, in welchem der Kern liegt. In den meisten Kernen findet man einen bis mehrere Nukleolen, die als homogene, mit Pyronin intensiv rot gefärbte Kugeln erscheinen. An die Granula und die Nukleolen ist reichlich RNS angelagert, wie die Pyroninfärbung verrät. Mit Ribonuklease werden sie vollständig entfärbt.

Wenn sich in spätern Stadien der Augenentwicklung die RNS vermehrt, nimmt nicht die Grösse, sondern die Zahl der Granula zu. Möglicherweise vermehren sich die in ihnen enthaltenen Fermente im gleichen Mass wie die RNS. Die Maschen des Oberflächennetzes werden zahlreicher und enger, die einzelnen Fäden durch doppelte oder mehrfache Granulaketten gebildet.

Die Thymo- oder Desoxyribosenukleinsäure findet sich nur im Kern. Sie ist in Form von unregelmässigen Schollen oder Flocken verteilt.

B. *Mitose*: Während des Teilungsvorganges ist das granulierte Oberflächennetz in der kugeligen Zelle nicht mehr zu erkennen. Es liegen jedoch zahlreiche mit RNS beladene Granula in der Zelle, besonders zwischen den Spindelfasern. Diese Granula sind deutlich grösser als jene, welche das Netz in der Arbeitszelle aufbauen. Ihre Zahl beträgt jedoch nur einen Bruchteil derjenigen in der Arbeitszelle. An die dünnen, gerade gestreckten Spindelfasern ist ebenfalls RNS angelagert. Sie färben sich deshalb mit Pyronin ziemlich intensiv rot.

## II. DAS VERHALTEN DER NUKLEINSÄUREN IM AUGE WÄHREND DER ENTWICKLUNG.

In der Augenblase (Abb. 2 a) findet man die RNS-Granula hauptsächlich entlang den Zellgrenzen. Das Oberflächennetz ist in



den einzelnen Zellen weitmaschig. Die Verhältnisse stimmen genau mit denen im Gehirn überein.

Bei der Umwandlung der Augenblase in den Augenbecher (Abb. 2 *b*) nimmt die RNS hauptsächlich an den Zellenden zu. Die Linsenbildung zeigt sich durch Verschwinden des Pigmentes aus der inneren Epidermisschicht an. Beide Epidermisschichten weisen aber zunächst noch denselben RNS-Gehalt auf. In der weiteren Entwicklung (Abb. 2 *c, d*) nimmt die RNS im Augenbecher besonders in jenen Teilen zu, welche der Linse zugewandt sind. In diesen mittleren Abschnitten des Augenbeckers findet in diesem Zeitpunkt auch das stärkste Wachstum statt. Dadurch wird er ausgeweitet und auf diese Weise für die rasch wachsende Linse der nötige Raum geschaffen.

Die linsenbildenden Epidermiszellen werden höher, während gleichzeitig ihr Gehalt an RNS ansteigt. Im Linsenbläschen erscheint ein deutliches Konzentrationsmaximum im Zentrum.

Es wäre möglich, dass zwischen RNS-Synthese und Linseninduktion ein Zusammenhang besteht, wie dies BRACHET schon für die Neuralinduktion vermutet hat. Strenge Beweise dafür fehlen aber.

Sobald sich das Linsenbläschen vollständig von der Epidermis abgelöst hat, wird die RNS-Synthese sowohl in der Linse, als auch im Augenbecher stark intensiviert. Gleichzeitig geht auch das Wachstum beschleunigt weiter.

Bald setzen nun aber die Differenzierungsprozesse ein. Diese beginnen am Grund des Augenbeckers, wo die Zellen ihren RNS-Gehalt einbüßen (Abb. 2 *e*). Sie setzen sich nach dem Augenbecherrand zu fort, was durch ein fortschreitendes Verschwinden der RNS gekennzeichnet ist (Abb. 2 *f*). Im bereits funktionsfähigen Auge enthält die differenzierte Retina keine RNS mehr, mit Ausnahme der hintersten Schicht, der Stäbchen und Zapfen. Hier treten besonders um den Kern erneut beträchtliche Mengen von RNS auf. Sie werden wohl eine ähnliche Bedeutung haben wie in andern Nervenzellen. Wesentliche Wachstumsvorgänge finden nur noch im Augenbecherrand statt, wo sich die Iris entwickelt. Hier sind die Zellen noch undifferenziert und sehr reich an RNS.

Das Linsenepithel zeichnet sich in diesem Stadium durch einen relativ grossen Gehalt an RNS aus. Die intensive Färbung der Linsenfasern lässt sich mit Nuklease nicht völlig entfernen.

Offenbar sind neben RNS noch andere Substanzen in sie eingelagert, die möglicherweise eine nukleinsäureähnliche Struktur besitzen, sodass sie sich mit Pyronin anfärben. Dasselbe gilt auch für die Knorpelgrundsubstanz. Diese färbt sich mit Pyronin ebenfalls intensiv rot, ohne durch Ribonuklease entfärbt zu werden. Vielleicht ist die Chondroitinschwefelsäure dafür verantwortlich.

Verfolgt man das Verhalten der Nukleolen durch die ganze Entwicklungsreihe, so stellt man fest, dass sie zunächst an Zahl und Grösse zunehmen bis zu einem Stadium das etwa der Abb. 2 *d* entspricht. Von hier an nehmen sie ab, während die RNS im Plasma noch kurze Zeit weiter zunimmt. Eine vollkommene Parallelität zwischen Nukleolen u. Plasma, wie sie CASPERSSON bei andern Zellen fand, besteht hier also nicht.

Nach Untersuchungen von HYDÉN (1943) und theoretischen Erwägungen von CASPERSSON werden im Kern unter Kontrolle des Heterochromatins Histone gebildet und im Nukleolus gespeichert. Von hier wandern sie gegen die Kernmembran aus wo sie die Synthese von RNS anregen. Diese ermöglicht ihrerseits den Aufbau der Plasmaproteine. Falls diese Vorstellung richtig ist, kann man sich das Verhalten der Nukleolen im Augenbecher folgendermassen erklären: Die Eiweissproduktion würde im Kern zuerst eingestellt. Die gespeicherten Stoffe würden aber unter allmählichem Verschwinden der Nukleolen weiter ans Plasma abgegeben, sodass dort die Wachstumsvorgänge noch weiter gehen können. Erst wenn die Vorräte im Kern erschöpft sind, würde der RNS-Gehalt im Plasma abnehmen und die Differenzierung eingeleitet. Die ersten Differenzierungserscheinungen würden somit im Kern auftreten.

#### ZUSAMMENFASSUNG:

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen den schon mehrfach erhobenen Befund, dass Zellen mit intensivem Wachstum in ihrem Plasma sehr viel Ribosenukleinsäure aufweisen. Mit dem Einsetzen der Differenzierung nimmt die RNS ab. Die Nukleolen verschwinden schon etwas früher. Es wird die Vermutung ausgesprochen, dass die Differenzierung mit dem Einstellen der Histonproduktion im Kern eingeleitet wird.

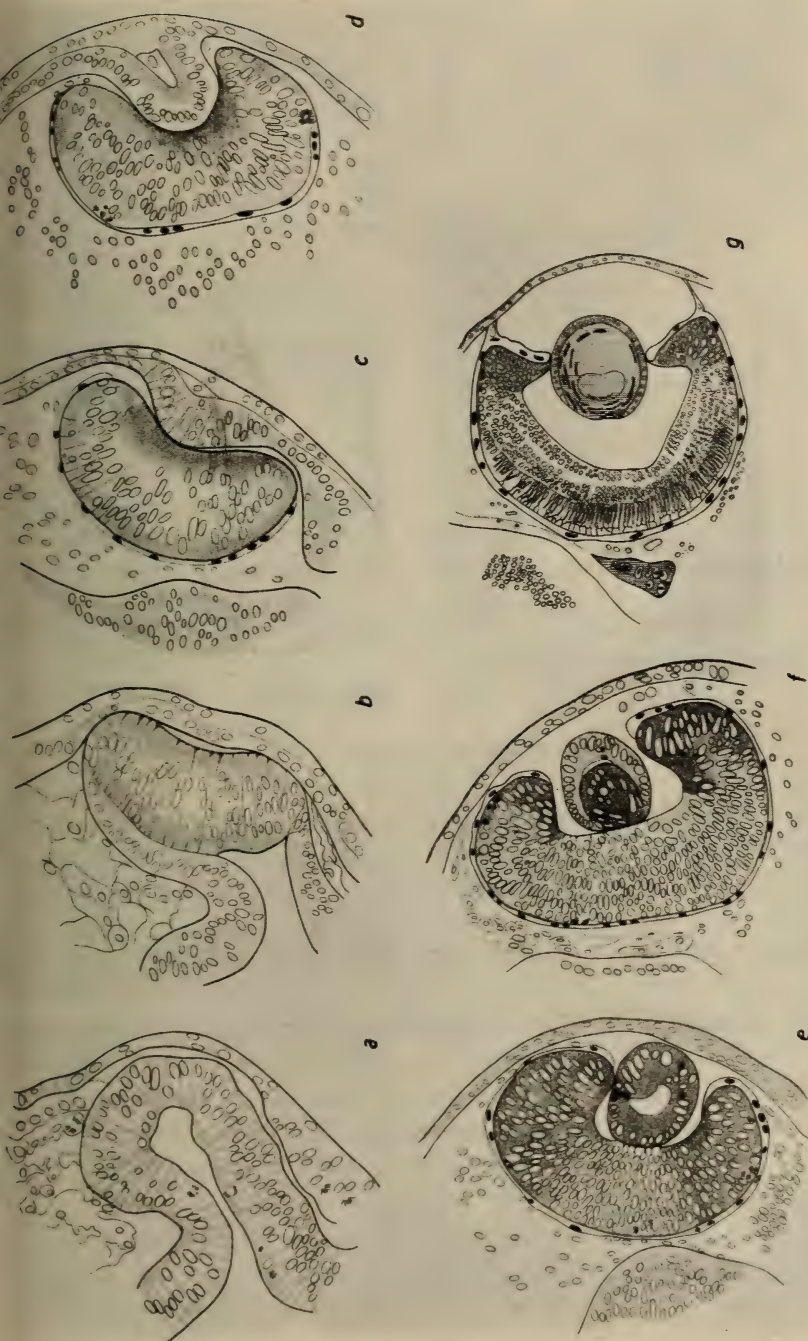


Abb. 2 a-g.

Schumierung = Verteilung der Ribonukleinsäure.  
 Schraffiert = Strukturen, die sich mit Pyronin anfärben ohne durch Ribonuklease entfärbt zu werden.  
 Schwarze Kerne = Kerne des Pigmentepithels.



## LITERATUR

- BRACHET, J. *Acidi nucleici, proteine e differenziamento*, Turin 1949.  
*Embryologie chimique*, 1944.  
 CASPERSSON, T. *Chromosoma*. 1, 1940; ferner: zit. nach BRACHET:  
*Embr. chim.* 1944.  
 — und THORELL, B. *Chromosoma*, 2, 1941.  
 HYDÉN, H. Z. mikr. anat. Forsch. 54, 1943.  
 NOVIKOFF, A. und POTTER, V. J. *biol. Chem.* 173, 1948.
- 

Nº 22. **A. Bretscher**, Bern. — Vergleich der Beinentwicklung von vier Hühnerrassen nach Colchicinbehandlung. (Mit 2 Abbildungen und 2 Tabellen.)

(Aus dem Dept. of Genetics of the University of Connecticut (U.S.A.) und der Abt. für Zoophysiologie des Zoologischen Institutes der Universität Bern.)\*

## I. FRAGESTELLUNG.

Die 4 von mir untersuchten Hühnerrassen unterscheiden sich hauptsächlich durch die Morphologie ihrer Beine. Um einen Einblick in die Entstehung dieser Unterschiede zu erhalten, wurden die jungen Beinknospen, die sich auf diesem Stadium bei allen Rassen äusserlich noch gleichen, mit dem Antimitoticum Colchicin behandelt, das zahlreiche teilungsbereite Zellen ausschaltet. Diese Methode der genetischen Entwicklungsphysiologie könnte Auskunft geben über Art und Zeitpunkt der rassenspezifischen Entwicklungsunterschiede, insbesondere dann, wenn diese auf Zellteilungsvorgängen beruhen. Ausserdem wäre es möglich, festzustellen, ob das Colchicin in verschiedenem genetischen Milieu verschieden wirkt,

---

\* Teilweise ausgeführt mit Arbeitsbeschaffungsbeiträgen des Bundes zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Teil einer Arbeit, die im November 1950 mit einem Preis der naturwissenschaftlich-philosophischen Fakultät der Universität Bern ausgezeichnet wurde.



ein Umstand, der für die Chemotherapie nicht uninteressant ist. Bis jetzt liegt m. W. über dieses Gebiet nur eine einzige Arbeit vor: die von LUDFORD (1948) über die Colchicinwirkung auf Tumoren verschiedener Mäuserassen, die sich wirklich als verschieden colchicinempfindlich erwiesen.

## II. MATERIAL.

Es wurden vier Hühnerrassen ausgewählt, die sich möglichst stark in Morphologie und Entwicklungsphysiologie ihrer Beine unterscheiden.

1. Dorking: Polydactyle Rasse (5 Zehen) mit normalem Bein Stamm. (Beinstamm = Oberschenkel + Unterschenkel + Tarsometatarsus)

2. Krüper: Homozygot lethal, heterozygot mit verkürztem Bein Stamm. Wegen der Lethalität ist Krüper nicht als reine Rasse züchtbar. Die Eier stammen aus Kreuzungen von heterozygoten Krüpern unter sich, welche in 25% lethale, 50% Krüper und 25% normalbeinige, hier Nicht-Krüper genannte Typen aufspalten.

3. Nicht-Krüper: Aus den Krüperzuchten hervorgegangen. Bein normal, Leghorn ähnlich.

4. Als normale Vergleichsrasse wurde Leghorn gewählt.

Sämtliches Material stammt aus den Zuchten des Dept. of Genetics der Universität of Connecticut (USA).

## III. METHODE.

Die Colchicinlösung wurde in einem Filtrierpapierstückchen aufgesogen und so für eine halbe Stunde direkt auf die Beinknospe des 4-tägigen Hühnerembryos gebracht (Einzelheiten: BRETSCHER 1950).

Die 14-tägigen Embryonen wurden in Formalin fixiert und ihr Oberschenkel (O), Unterschenkel (U), Tarsometatarsus (F) und die Zehen I—IV wurden gemessen.

Das behandelte Bein wurde mit dem unbehandelten des gleichen Embryos verglichen. Die Verkürzung wurde als Index ausgedrückt:

$$\frac{\text{Behandelter Beinabschnitt} \times 100\%}{\text{Entspr. Beinabschnitt des Kontrollbeines}}$$

Da von Tier zu Tier die einzelnen Messwerte sehr stark variieren, ist es unmöglich, ohne statistische Analyse einigermaßen fundierte Aussagen zu machen. Zur statistischen Prüfung der Längenreduktionswerte diente die Streuungsanalyse von FISHER (1936) und der t-Test von "STUDENT", (nach LINDER 1945). Die Berechnung wurde mit den

obenerwähnten Indices durchgeführt. Die Genauigkeit des Testes wird dadurch grösser als bei Verwendung der absoluten Längen, weil so die Streuung geringer wird. Ferner wird dadurch die Abhängigkeit der Streuung vom Mittelwert verkleinert, aber nicht ganz aufgehoben. Um die noch bleibende Ungenauigkeit zu kompensieren, wurde die Sicherheitsschwelle auf  $P = 2\%$  (statt  $5\%$ ) angesetzt.

Den Berechnungen liegen 28 Tiere zugrunde, die aus der Gesamtzahl mit Hilfe der Tabelle von zufällig angeordneten Zahlen (SNEDECOR 1946) ausgewählt wurden. Sie stellen eine repräsentative, zufällige Stichprobe aus dem gesamten Material dar, dessen vollständige Erfassung zu rechnerischen Schwierigkeiten geführt hätte.

Es mag vielleicht erstaunen, dass sich die ganze Untersuchung nur auf eine Behandlungsart und nur auf ein Stadium beschränkt. Dies ist jedoch nötig, um genügend und homogenes Material zu erhalten, das trotz der grossen Streuung noch statistisch gesicherte Schlüsse zulässt.

#### IV. DAS VERHALTEN DER 4 UNTERSUCHTEN RASSEN GEGENÜBER DER COLCHICINBEHANDLUNG DER BEINKNOSPE.

Trotzdem sich die 4 Rassen in der Morphologie ihrer Beine stark unterscheiden (mit Ausnahme von Leghorn und Nicht-Krüper), reagieren sie erstaunlich homogen auf die Behandlung. Abb. 1 zeigt die relative Verkürzung (Index) der verschiedenen Beinabschnitte für die 4 Rassen. Es wurden nur statistisch gesicherte Abweichungen unterschieden. Die einzelnen %-Werte sind in Tabelle I angeführt.

Im folgenden sei das Verhalten der 4 Rassen näher beschrieben und diskutiert:

1. *Leghorn*: Alle Beinabschnitte werden gleich stark reduziert. Das ist vermutlich auf die schwache Behandlung zurückzuführen (stärkere Behandlung wirkt lethal). Bei stärkerer Behandlung wäre nach den Befunden bei *Xenopus* wahrscheinlich zu erwarten, dass sich vor allem die Zehen verschieden verhalten (BRETSCHER 1947 und 1949).

2. *Krüper*: Trotzdem sich die Krüperbeine sehr stark von den Leghornextremitäten unterscheiden, ist die prozentuale Verkleinerung infolge Colchicinbehandlung bei beiden die gleiche. Man darf daraus schliessen, dass sich das Blastem der Krüperbeinanlage zur Zeit der Behandlung (4. Tag) nicht von Leghorn unterscheidet, wenigstens was Zellteilungsvorgänge betrifft. Auch die Segrega-

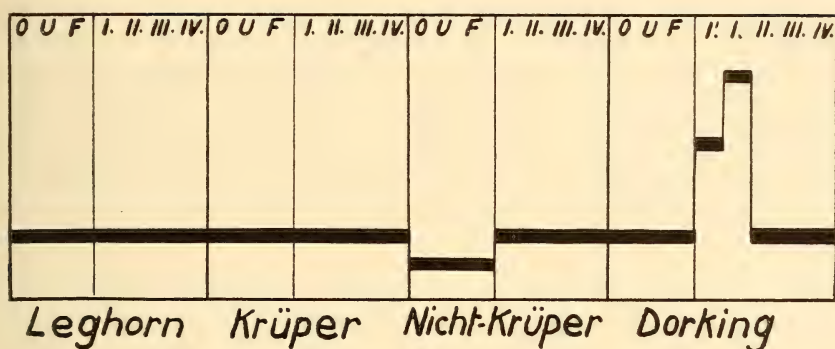


ABB. 1.

Graphische Darstellung der Colchicinwirkung. Die Abbildung zeigt die relative Reduktion (Ordinate) verschiedener Beinabschnitte (Abszisse) bei den 4 Rassen. Kleine, statistisch nicht gesicherte Unterschiede wurden vernachlässigt. Die genauen Reduktionswerte sind aus der Tabelle I, „Mittlere Reduktion in %“, ersichtlich.

TABELLE I.

Mittlere Reduktion in %.

(Mittelwert und Streuung des Mittelwertes)

Beinabschnitt Rasse	O	U	F	I	II'	III	IV	I'
Leghorn	4,9 ± 2,1	5,4 ± 2,0	5,9 ± 1,8	5,7 ± 1,8	5,1 ± 1,5	6,0 ± 1,3	4,7 ± 1,1	—
Krüper	4,7 ± 1,2	4,3 ± 1,3	4,9 ± 1,6	6,9 ± 1,3	4,5 ± 1,0	6,6 ± 1,1	6,1 ± 1,2	—
Nicht-Krüper	2,6 ± 0,9	2,9 ± 0,8	1,5 ± 0,6	6,5 ± 1,9	5,4 ± 1,0	4,9 ± 1,2	6,2 ± 1,1	—
Dorking	3,7 ± 0,9	7,3 ± 1,5	5,5 ± 1,6	36,9 ± 8,2	7,9 ± 1,3	8,8 ± 1,5	6,0 ± 1,3	16,5 ± 5,3
Ohne Total- reduktion	—	—	—	6,9 ± 2,9 <sup>1</sup>	—	—	—	11,5 ± 2,9 <sup>2</sup>

<sup>1</sup> 57 Tiere.    <sup>2</sup> 62 Tiere.    Alle übrigen Werte: 28 Tiere.

tionsvorgänge scheinen in gleicher Weise zu verlaufen wie bei Leghorn. Das Krüpergen greift vermutlich erst in die Wachstumsphase der schon segregierten Beinabschnitte ein.

Anderweitig gefundene Tatsachen stützen diesen Befund: Wohl ist nach den Transplantationsexperimenten DAVID's (1936) und HAMBURGER's (1942) das Krüperbeinblastem schon zur Zeit der Behandlung

als chondrodystroph determiniert. Das Gen wird jedoch erst später manifest, denn nach LANDAUER (1934), DAVID (1936), sowie RUDNICK und HAMBURGER (1940) sind die Beinknospen von Krüper erst vom 7. Tage an von den Normalen zu unterscheiden. Am 7. Tage sind die Krüperbeine nach LANDAUER (1939) schon messbar kürzer als die der normalen Rassen. Auf Grund dieser Tatsachen und meiner Experimente scheint die Manifestationsphase des Krüpergens in die Zeit unmittelbar nach der Segregation des Blastems zu fallen, d. h. zwischen den 4. und den 7. Tag.

3. Nicht-Krüper: Behandelte Nicht-Krüperbeine verhalten sich anders als behandelte Leghorngliedmassen: Der Beinstamm ( $O + U + F$ ) der Nicht-Krüper ist schwächer reduziert (2,3% statt 5,39%). Die Abweichung ist statistisch gesichert. Die Zehen sind gleich stark verkürzt wie bei Leghorn. Dies ist umso erstaunlicher, als die Krüper der betreffenden Zucht seinerzeit mit Leghornhühnern gekreuzt wurden und daher genetisch wie die als Vergleichsrasse verwendeten Leghorns konstituiert sein sollten. In der Tat kann das unbehandelte Nicht-Krüperbein nicht von einem Leghornbein unterschieden werden. Der Unterschied, der vermutlich einem im Krüperstamme angereicherten oder neu aufgetretenen Gen zuzuschreiben ist, tritt erst durch die Behandlung zutage. (Die genetische Seite dieses Falles soll andersweitig diskutiert werden).

Das vorliegende Material erlaubt leider nicht, irgendwelche Aussagen zu machen darüber, wie diese Resistenz des Nicht-Krüper-Beinstammes gegenüber dem Colchicin zustande kommt. Aus den Eigenschaften des Colchicins (LÜSCHER 1946 und BRETSCHER 1949) lässt sich jedoch ableiten, dass der Unterschied zwischen Krüper und Nicht-Krüper in Zellteilungsvorgängen oder deren direkten Folgen, wie Zelldichte, Blastemgrösse usw. besteht oder aber dass bei Nicht-Krüper die Verknorpelung des Beinstammes früher einsetzt, wodurch dem Colchicin das Eindringen erschwert wird.

4. Dorking: Der Beinstamm und die Zehen II, III und IV sind prozentual alle gleich stark reduziert wie bei Leghorn. Dagegen werden die Zehen I und I' (überzählige Zehe) stärker betroffen als bei den andern Rassen; die I. etwa doppelt so stark wie die überzählige I'. Totalreduktion dieser beiden Zehen ist nicht selten (Tabelle II), wobei eigenartigerweise die normale I. Zehe sich als empfindlicher erweist als die überzählige I' (BRETSCHER 1950).



TABELLE II.

*Häufigkeit der totalreduzierten Zehen bei Dorking.*

Zehe	Zahl	%
I	12	17,4
I'	5	7,3
II (zum Vergleich)	0	0

Die mittlere Verkürzung der I. Zehe bei Dorking beträgt 23,1%, bei Leghorn 5,7%. Dieser grosse Unterschied ist einzig und allein auf den Totalausfall bei Dorking zurückzuführen. Die mittlere Verkürzung der I. Zehe o h n e Totalreduktion beträgt nur 6,9%. Dieser Wert ist statistisch nicht von den mittleren Reduktionsindices der I. Zehe der andern Rassen zu unterscheiden. Der I. Zehe von Dorking scheinen also 2 Möglichkeiten offenzustehen: Entweder Totalreduktion oder schwache Verkürzung. Mittlere Verkürzungen kommen vor, sind aber selten. Es scheint sich hier um einen E n t w e d e r - O d e r v o r g a n g (ROSEN, unpubl.) zu handeln. Sehr wahrscheinlich liegt dem ein Konkurrenzeffekt (SPIEGELMAN 1945) zugrunde. Die erste Zehe wird von den andern auskonkurrenziert, sobald die Blastemmasse ein bestimmtes Mass unterschreitet. Ähnliche Verhältnisse lassen sich auch bei *Xenopus* beobachten (BRETSCHER 1949).

Weicht die mittlere Reduktion der I. Zehe von Dorking, wenn man die Totalreduktion nicht mitberücksichtigt, statistisch nicht von den Mittelwerten der andern Rassen ab, so besteht doch ein wesentlicher Unterschied: Die Reduktionswerte für die I. Zehe von Dorking streuen 4 bis 5 mal so stark wie die entsprechenden Werte für die andern Rassen. (Abb. 2.) Da anzunehmen ist, dass bei der Dorkingrasse das Gleichgewicht zwischen Blastemmasse und apicaler Epidermisleiste gestört ist (BRETSCHER 1950), ist diese grosse Streuung weiter auch nicht verwunderlich. Sie ist Ausdruck der Labilität, die durch diese Gleichgewichtsstörung bewirkt wird.

Die Zehe I' verhält sich ähnlich wie die I., nur ist sie etwas weniger empfindlich.

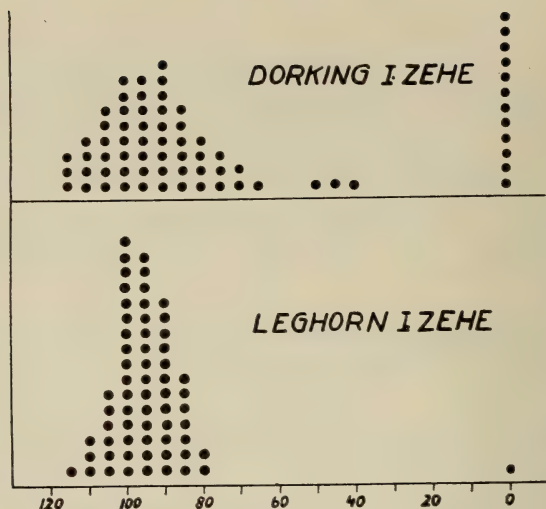


ABB. 2.

Die Verteilung der Reduktionswerte der I. Zehen bei Dorking und bei Leghorn. Jeder Punkt stellt einen Reduktionswert dar. Abszisse = Reduktion in % (Index). Man beachte die fast 7 mal grössere Streuung bei Dorking (Totalreduktion nicht eingerechnet).

#### V. DIE REDUKTIONSGRUPPEN.

Nach ihrem Verhalten der Colchicinbehandlung gegenüber lassen sich die Beinabschnitte in 2 Reaktionsgruppen einteilen:

1. Der Beinstamm (O + U + F) nach dem Verhalten bei Nicht-Krüper.

2. Die Zehen. Bei Dorking zerfällt diese Gruppe in die Untergruppen I. und I'. Zehe sowie die Zehen II, III, IV.

Auch bei Rassen, die keine statistisch gesicherten Unterschiede zwischen den einzelnen Reaktionsgruppen aufweisen, wie Krüper und Leghorn, sind die zufällig auftretenden Unterschiede zwischen den Bestandteilen einer Reaktionsgruppe bedeutend kleiner als die Unterschiede zwischen den einzelnen Reaktionsgruppen. Eine Reaktionsgruppe ist in ihrem Verhalten also relativ homogen.

Ausser nach der Colchicinbehandlung der Beinknospe lassen sich die gleichen Reaktionsgruppen auch bei genetischen Missbildungen feststellen: Bei den heterozygoten Krüpern ist der Beinstamm gegenüber der Norm stark verkürzt, die Zehen jedoch sind normal (LANDAUER 1934). Ähnliches gilt auch für die lethalen Cornish-

Hühner (LANDAUER 1935 und 1939 a). Bei homozygoten Krüpern (LANDAUER 1939) und andern phokomelen Missbildungen (für den Menschen s. BIRCH-JENSEN 1949) ist der Beinstamm extrem reduziert, während die Zehen nur wenig verkürzt sind.

Andererseits gibt Birch-Jensen für den Menschen congenitale Missbildungen an, wo der Stammteil der Extremität nur wenig, die Zehen dagegen stark reduziert sind.

Es ist zu erwarten, dass bei stärkerer Einwirkung des Colchicins, wie sie leider in diesen Experimenten nicht zu verwirklichen war, die Einheit der Reaktionsgruppen zerfällt. Jeder Beinabschnitt reagiert dann in seiner ihm spezifischen Weise, wie das z. B. bei *Xenopus* (BRETSCHER 1947 und 1949) der Fall ist. Dieser Zerfall deutet sich schon bei den lethalen Cornish an. Ferner ist bei Dorking die Reaktionsgruppe der Zehen schon in 2 Untergruppen gespalten. Es scheint also, dass die Reaktionsgruppen nur innerhalb eines bestimmten Verkürzungsbereiches beständig sind und in ihre Bestandteile zerfallen, sobald die Verkürzung ein bestimmtes Mass unterschreitet. Dieses Minimalmass scheint rassenspezifisch zu sein, wie aus dem Vergleich von Dorking einerseits (2 Untergruppen bei den Zehen) und Leghorn, Krüper und Nicht-Krüper andererseits (Zehen bilden einheitliche Reaktionsgruppe) hervorgeht.

## VI. DIE RASSEN.

Trotzdem die 4 Rassen so ausgelesen wurden, dass sie sich in der Morphologie und also auch in der Entwicklungsphysiologie ihrer Beine möglichst stark unterscheiden, reagieren sie dem Colchicin gegenüber doch sehr gleichartig. Dies ist einerseits sicher darauf zurückzuführen, dass mit der angewendeten Technik nur schwache Verkürzungen möglich sind. Andererseits lässt sich auch vermuten, dass das morphogenetische Gefüge der jungen Beinanlage ziemlich stabil ist und nur in gewissen Richtungen Abweichungen erlaubt. Das drückt sich auch darin aus, dass die Reduktionsreihenfolge der Zehen nach der Colchicinbehandlung mit der stammesgeschichtlichen Folge übereinstimmt (BRETSCHER 1947 und 1950).

Trotz dieser relativen Starrheit der Entwicklungsprozesse in der jungen Beinanlage weichen aber Krüper und Nicht-Krüper nach Colchicinbehandlung von den andern Rassen ab, was andeutet, dass sie sich schon auf dem untersuchten, noch primitiven Stadium

des homogenen Blastems von den übrigen Rassen unterscheiden. Bei Leghorn und Krüper treten keine Unterschiede auf. Also kann gefolgert werden, dass diese beiden Rassen erst auf späteren Stadien in ihren morphogenetischen Vorgängen voneinander abweichen.

## LITERATUR

1949. BIRCH-JENSEN, A. *Congenital deformities of the upper extremities. Opera ex domo biologiae hereditariae humanae universitatis hafnensis*, Vol. 19.
1947. BRETSCHER, A. *Reduktion der Zehenzahl bei Xenopus-Larven nach lokaler Colchicinbehandlung*. *Revue Suisse Zool.* 54 (14).
1949. — *Die Hinterbeinentwicklung von Xenopus laevis Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchicin*. *Revue Suisse Zool.* 56 (2).
1950. — *Experimentelle Unterdrückung der Polydactylie beim Hühnchen*. *Revue Suisse Zool.* 57 (27).
1936. DAVID, P. R. *Studies on the Creeper fowl X. A study of the mode of action of a lethal factor by explantation methods*. *Roux' Arch.* 135.
1936. FISHER, R. A. *Statistical methods for research workers*. Oliver und Boyd, London und Edinburgh. 6. Aufl.
1934. LANDAUER, W. *Studies on the Creeper fowl VI: Skeletal growth of Creeper chickens*. *Storrs Agricult. Experiment Station, Bull.* 193.
1935. — *A lethal mutation in dark Cornish fowl*. *J. Genetics* 31.
- 1939a. — *Studies on the lethal mutation of Cornish fowl: Growth in length of long bones and increase in weight of the body and of some organs*. *Storrs Agricult. Experiment Station, Bull.* 233.
- 1939b. — *Studies on the Creeper fowl: XII: Size of body, organs and long bones of late homozygous Creeper embryos*. *Storrs Agricult. Experiment Station, Bull.* 232.
1945. LINDER, A. *Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure*. Birkhäuser, Basel.
1948. LUDFORD, R. J. *Factors determining the action of colchicine on tumor growth*. *Brit. J. Cancer*, 2.
- 1946a. LÜSCHER, M. *Die Wirkung des Colchicins auf die an der Regeneration beteiligten Gewebe im Schwanz der Xenopus-Larve*. *Revue Suisse Zool.*, 53.
- 1946b. — *Hemmt oder fördert Colchicin die Zellteilung im regenerierenden Schwanz der Xenopus-Larve?* *Revue Suisse Zool.*, 53.
1940. RUDNICK, D. and HAMBURGER, V. *On the identification of segregated phenotypes in progeny from creeper fowl matings*. *Genetics*, 25.
1946. SNEDECOR, G. W. *Statistical methods*. Iowa State College Press, Ames, Io.
1945. SPIEGELMAN, S. *Physiological competition as a regulatory mechanism in morphogenesis*. *Quart. Review of Biol.*, 20.



N° 23. **H.-A. Guénin**, Lausanne. — La formule chromosomiale de Coléoptères Ténébrionides nord-africains. II. Erodiinés. Avec 21 figures dans le texte.

(Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Lausanne.)

Bien qu'une vingtaine de Ténébrionides seulement aient été l'objet d'investigations cytologiques, il apparaît que le nombre chromosomique varie beaucoup dans la famille. Ce nombre atteint un minimum diploïde de 14 chez le *Diaperis boleti* et un maximum de 38 chez plusieurs *Blaps*; il présente diverses valeurs intermédiaires dont les plus fréquentes sont celles de 18 et de 20. Malgré cette diversité, on observe les mêmes conditions numériques dans les genres et dans les sous-familles. Les *Pimelia*, la *Prionothea coronata* et l'*Ocnera hispida*, qui appartiennent aux Piméliinés, renferment toutes 18 chromosomes; chez les Tentyriinés, les *Tentyria* et le *Mesostema angustata* possèdent tous 20 éléments. Au sein d'un genre ou d'une sous-famille on relève également une morphologie chromosomique homogène. La garniture chromosomique de la *Pimelia grandis*, par exemple, est non seulement identique à celle des autres espèces du genre mais également à celle des autres Piméliinés; la configuration des éléments du *Tentyria subcostata* est semblable à celle du *T. mucronata* et du *Mesostema* (GUÉNIN, 1951) <sup>1</sup>. On remarque donc chez les Ténébrionidés des groupes d'espèces qui sont cytologiquement homogènes et cela dans certaines limites taxonomiques. C'est ce que confirme encore l'examen de la formule chromosomiale d'Erodiinés.

Trois espèces furent choisies pour cette étude: les *Erodius nitidicollis* Sol. et *edmondi* Sol. ainsi que le *Leptonychus curvicornis* Peyer. Tous les Insectes furent récoltés en Algérie, les premiers à Guyotville, les seconds à Fort-de-l'Eau, près d'Alger, les derniers dans le Grand Erg occidental, aux environs de Beni-Abbès. Les techniques cytologiques ont été mentionnées dans une récente

<sup>1</sup> La formule chromosomiale de Coléoptères Ténébrionides nord-africains. I. Piméliinés et Tentyriinés. *Bull. Soc. vaudoise Sc. nat.*, 65, 1951.

contribution (GUÉNIN, 1950) <sup>1</sup>. Les dessins correspondent à un grossissement linéaire définitif de 4.200 <sup>2</sup>.

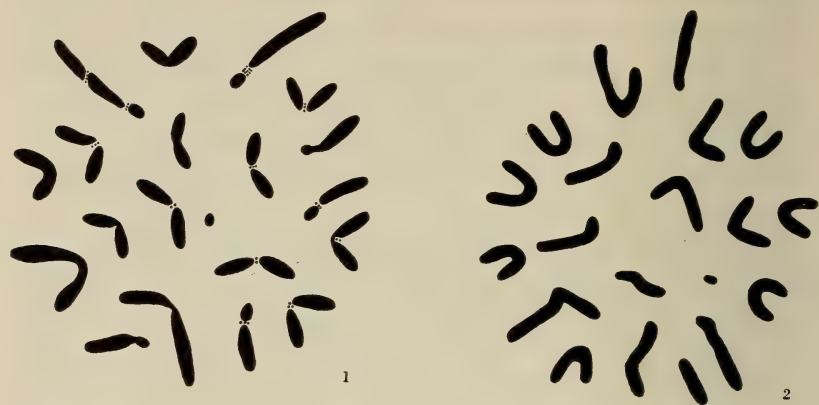


FIG. 1 et 2.

Divisions spermatogoniales de *Leptonychus curvicornis* et de *Erodius edmondi* (Sanfelice, cristal violet).

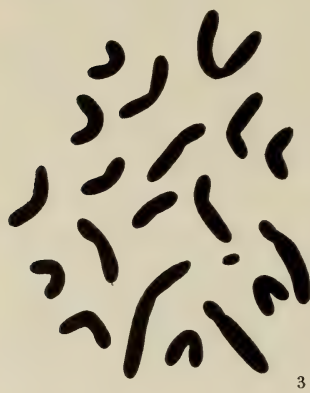


FIG. 3.

Division spermatogoniale de *Erodius nitidicollis* (Sanfelice, cristal violet)

Les trois formes étant chromosomiquement semblables, je me contenterai de les décrire simultanément. Les divisions spermatogoniales contiennent 20 chromosomes (fig. 1 à 3) qui forment à la méiose 10 bivalents (fig. 4, 7 et 10). Les secondes cinèses réductionnelles sont constituées par le nombre haploïde d'éléments mais sont de type différent selon qu'elles ont reçu l'hétérochromosome X ou l'Y (fig. 5 et 6, 8 et 9, 11 et 12). Les chromosomes sexuels possèdent les mêmes propriétés que celles que j'ai relevées chez d'autres Ténébrionidés (GUÉNIN, 1950, 1951 <sup>3</sup>): l'Y a

<sup>1</sup> Chromosomes et Hétérochromosomes de Ténébrionidés. *Genetica*, 25, 1950.

<sup>2</sup> Je tiens à remercier ici encore MM. MENCHIKOFF et PIERRE pour l'accueil chaleureux que j'ai reçu au Centre national de Recherches sahariennes, à Beni-Abbès, et à MM. ESPAÑOL et J. THÉRON, qui ont bien voulu déterminer mon matériel.

<sup>3</sup> *Loc. cit.*

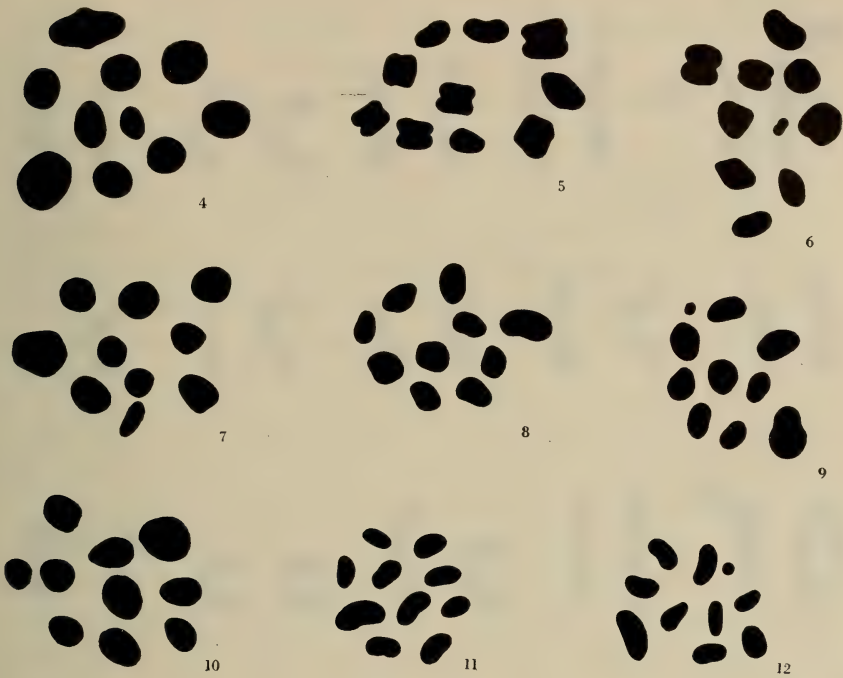


FIG. 4 à 12.

Premières et secondes divisions réductionnelles de *Leptonychus curvicornis* (4-6), de *Erodius edmondi* (7-9) et de *E. nitidicollis* (10-12). Bouin-Allen modifié par Bauer, cristal violet.

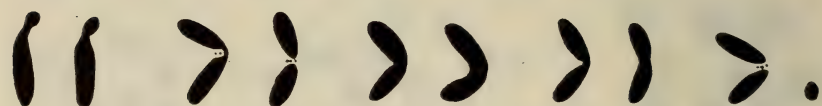


FIG. 13 à 18.

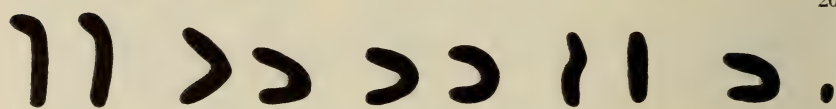
Métaphases et anaphases de division auxocytaire, vues de profil, chez *Leptonychus curvicornis* (13 et 14), chez *Erodius edmondi* (15 et 16) et chez *E. nitidicollis* (17 et 18). Bouin-Allen modifié par Bauer, cristal violet.



19



20



21

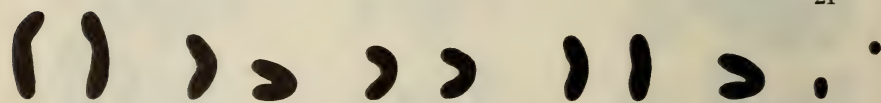


FIG. 19 à 21.

Caryogrammes de *Leptonychus curvicornis*, *Erodium edmondi*  
et *É. nitidicollis*.



l'aspect punctiforme tandis que l'*X* est de taille beaucoup plus grande et son centromère est nettement localisé dans la partie médiane; la tétrade sexuelle montre une union chiasmatique à l'extrémité d'un bras de l'*X*, se dispose à la métaphase de la première division réductionnelle au niveau des autres bivalents sans occuper une place préférentielle, c'est-à-dire qu'on la trouve aussi bien au centre de la plaque équatoriale qu'à la périphérie (fig. 13, 15 et 17); elle subit toujours la préréduction et ses constituants effectuent leur ascension polaire en même temps que celle des dyades autosomiques (fig. 14, 16 et 18). L'*Erodius nitidicollis* Sol., l'*E. edmondi* Sol. et le *Leptonychus curvicornis* Peyer. ont donc la formule chromosomique mâle  $2 N = 18 + XY$ .

En comparant les trois garnitures chromosomiques, on remarque qu'elles comprennent des éléments de même configuration (fig. 19, 20 et 21). Dans chaque espèce la plus grande paire de chromosomes est formée par des submétacentriques; la seconde, la cinquième et la sixième le sont par des acrocentriques; enfin toutes les autres sont constituées par des métacentriques. En poussant l'analyse autant que le matériel le permet on peut noter que la cinquième paire montre des chromosomes dont le bras court est de dimensions plus grandes chez l'*Erodius edmondi* que chez l'*E. nitidicollis* et le *Leptonychus curvicornis*.

Les Tentyriinés, bien qu'ayant aussi 20 chromosomes diploïdes, se distinguent bien des Erodiinés. Leur stock chromosomique est constitué par des métacentriques, à l'exception de deux paires d'éléments dont les bras sont inégaux.

Il ressort de la cytologie comparée des Ténébrionidés que certains groupes d'espèces présentent des garnitures chromosomiques morphologiquement homogènes et qu'un nombre identique de chromosomes peut se rencontrer dans ses sous-familles différentes (Tentyriinés et Erodiinés par exemple); mais les dissemblances morphologiques ne permettent pas de voir dans ce fait le signe d'une parenté étroite. Le comportement des hétérochromosomes semble, dans l'état actuel de nos connaissances, le même dans toute la famille. Les *Blaps*, en revanche, font exception, puisque dans le même genre, on constate une variation du nombre diploïde allant presque du simple au double et qu'ils possèdent des chromosomes sexuels multiples.

N<sup>o</sup> 24. **Gian Töndury.** — *Embryopathia rubeolosa.* Zur Wirkung der Rubeola in graviditate auf das Kind. (Mit 4 Textabbildungen.)

Anatomisches Institut der Universität Zürich.

Eine der wichtigsten Entdeckungen in der medizinischen Diagnostik der vergangenen 10 Jahre ist sicher diejenige des australischen Augenarztes GREGG, der 1941 Störungen beschrieb, die er bei Kindern beobachten konnte, deren Mütter in den ersten Monaten der Gravidität an Röteln erkrankt waren. Er berichtete damals über Beobachtungen an 78 Kindern, die im Dezember 1939 und Januar 1940 geboren worden waren und Linsentrübungen aufwiesen. Diese Linsentrübungen waren bei 62 Kindern doppelseitig, 16 mal einseitig und 11 mal kombiniert mit einer Mikrophthalmie. 44 Kinder hatten gleichzeitig einen Herzfehler. SWAN und Mitarbeiter unternahmen hierauf grossangelegte Untersuchungen und konnten die Beobachtungen von GREGG bestätigen und erweitern, indem sie auch auf das Vorkommen von angeborener Taubstummheit hinwiesen. Seither haben sich amerikanische, englische, holländische und auch Schweizer Autoren eingehend mit dem Problem der Embryopathia rubeolosa beschäftigt. Die meisten Arbeiten sind aber rein klinischen Inhaltes und berücksichtigen infolge Fehlens des nötigen Untersuchungsmaterials nur die fertig ausgebildeten Störungen. Ich hatte nun Gelegenheit, 5 menschliche Keimlinge zu untersuchen, in deren Anamnese eine Rubeolaerkrankung der Mutter sicher nachgewiesen werden konnte und möchte, da die Embryopathia rubeolosa nicht nur den Arzt, sondern auch den Entwicklungsphysiologen interessiert, hier über meine Untersuchungsbefunde berichten.

Unter einer Embryopathia rubeolosa verstehen wir also eine Erkrankung des menschlichen Keimlings, die im Verlaufe einer Rubeola der graviden Mutter entsteht. Als Erreger der Rubeola kommt ein ultrafiltrierbares Virus in Frage, das durch das Chorionepithel in die kindliche Blutbahn eindringt und die embryonale

Erkrankung bewirkt. Viren wachsen nur zusammen mit Epithelzellen, Ultraviren gedeihen nur in embryonalen Geweben, so dass der Embryo in den ersten Schwangerschaftsmonaten einen ganz ausgezeichneten Nährboden für diese Erreger darstellt. Für das Verständnis der Embryopathia rubeolosa ist ausserdem die Erkenntnis wichtig, dass die Erkrankung des Embryo nicht von der Schwere der mütterlichen Krankheit, sondern vom Zeitpunkt des Krankheitsbeginnes abhängig ist. BOURQUIN 1948 hat in einer zusammenfassenden Monographie nachweisen können, dass der Embryo in den ersten 3 Monaten der Gravidität sehr empfindlich ist gegenüber dem Rubeolavirus. Nach dem 4. Monat nimmt die Frequenz der Embryopathien rapid ab und ist bei Erkrankungen der Mutter in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft sehr selten. Trotzdem die Statistik von BOURQUIN nur 146 Fälle umfasst, zeigt sie deutlich, dass auch in Bezug auf die Lokalisation der Erkrankung im Embryo Phasenspezifität besteht. Danach häufen sich die Fälle angeborener Linsentrübungen, wenn die Mutter in der 5., von Taubheit, wenn sie in der 8.—9., und von Herzfehlern, wenn sie in der 6.—7. Woche der Gravidität erkrankt. Vor und nach diesem Zeitpunkt sind die Fälle seltener; Linsentrübungen wurden z. B. bei Erkrankungen nach der 12. Woche nicht mehr beobachtet.

In Anlehnung an entwicklungsphysiologische Erfahrungen können wir direkt von empfindlichen Phasen sprechen. Es ist deshalb sehr wünschenswert, den Entwicklungsgrad der befallenen Organe im Moment des Krankheitsbeginnes genau zu kennen und auch den Krankheitsprozess schon in seinen Anfangsstadien zu erfassen. Für das Verständnis des Werdeganges der Störung ist es aber auch wichtig, möglichst viele Entwicklungsstufen zu analysieren. Um die Uebersichtlichkeit zu wahren, beschränke ich mich auf die Darstellung der Augenveränderungen an den 5 menschlichen Keimlingen, die eine Grösse von 21 mm bis 49 cm aufwiesen und damit die Hauptphasen der fetalen Entwicklung des Auges umfassen.

Voraussetzung für die Annahme eines Kausalzusammenhanges zwischen den Augenveränderungen und einer Rubeola der Mutter ist die anamnestische Sicherstellung der Erkrankung der Mutter in der kritischen Zeit. Diese ist für alle 5 Fälle erbracht; die Erkrankung der Mutter trat zwischen dem 35. und 51. Tag nach dem ersten Tag der zuletzt erfolgten Menstruation auf. Für die Be-



rechnung des Alters der Gravidität nehmen wir an, dass die Befruchtung am 14. Tag nach Beginn der Menstruation erfolgte.

Ich charakterisiere zuerst den Stand der Augenentwicklung in diesem Zeitpunkt: Das Auge entsteht sehr frühzeitig als Ausstülpung aus dem Prosencephalon. Die Augenblase wächst gegen die Epidermis vor und unterlagert sie. Die Linse entsteht als einfache Verdickung der Epidermis und stülpt sich mit Beginn der Umwandlung der Augenblase in den Augenbecher zum Linsengrübchen ein. Dieses löst sich zwischen dem 21. und 28. Tag von der Epidermis ab

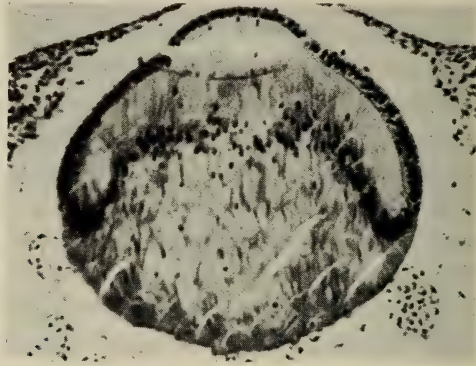


Abb. 1.

Linse des Embryo K. M., 21 mm SSL. Beachte die vakuoläre Degeneration der Linsenfasern.

und bildet ein Bläschen, in welchem die Epithelzellen der Hinterwand zu Linsenfasern auswachsen, die nach und nach die Bläschenlichtung vollkommen ausfüllen. Die erste Faserdifferenzierung ist zwischen dem 30. und 45. Tag nachweisbar. Die von mir untersuchten Keimlinge zeigten, dass diese ersten Formbildungsvorgänge normal abgelaufen waren. Die Störungen beeinträchtigten erst den weiteren Verlauf der Entwicklung und ergaben in Kürze folgende Befunde.

1. *Embryo K. M., 21 mm SSL.* Der Embryo war beim Ausbruch der Röteln der Mutter 37 Tage alt und wurde am 54. Tage operativ gewonnen. Makroskopisch war nichts Besonderes aufgefallen, erst die mikroskopische Untersuchung der Frontalschnittserie ergab das Bestehen erster Störungen in der Linse. Das Auge hatte sich normal



entwickelt, die vordere Augenkammer war im Moment der Fixation eben in Ausbildung begriffen. Die Linse liess sich auffallend schlecht schneiden, baute sich aber dem Alter entsprechend aus dem einschichtigen Linsenepithel und den primären Linsenfasern auf. Diese zeigten schon bei Untersuchung mit schwacher Vergrösserung die Einlagerung vieler Tröpfchen, die den Fasern ein eigenartiges vakuolisiertes Aussehen verliehen (Abb. 1). Die Zellkerne waren

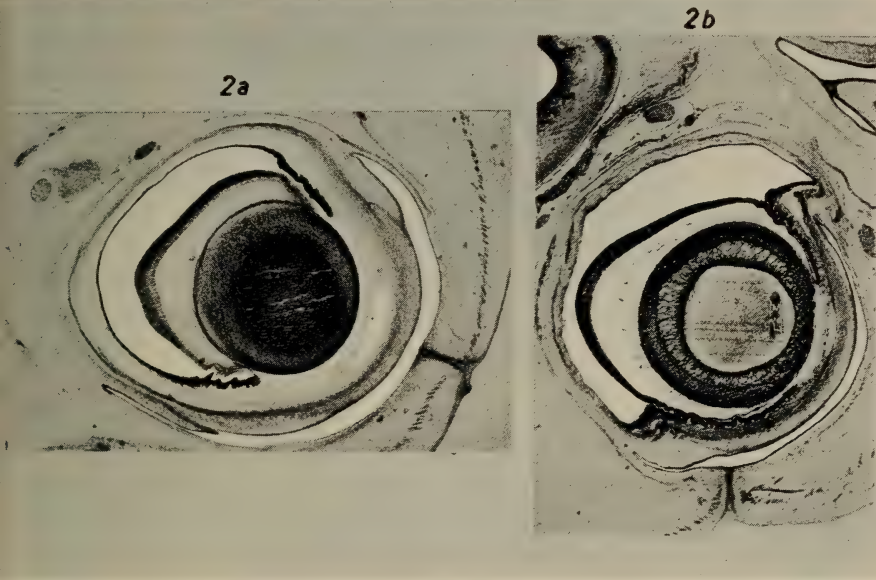


ABB. 2.

*a.* Auge eines normalen Keimlings von 64 mm SSL. — *b.* Auge des Fetus B.M., 64 mm SSL. Beachte die Mikrophthalmie und die in Degeneration begriffene Linse.

überall gut erhalten. Der Vergleich mit Linsenfasern normaler gleichaltriger Embryonen, deren Linsenfasern homogen sind und sich gleichmässig anfärben lassen, liess keinen Zweifel darüber zu, dass die beobachteten Veränderungen der Linsenfasern als ein erster Schritt zur Entwicklung einer Linsentrübung gewertet werden müssen.

2. Der Fetus B. M., 64 mm SSL, zeigte den Zustand der Linse in einem weiter entwickelten Stadium. In diesem Falle erkrankte

die Mutter schon am 21. Tag der Gravidität und die Interruptio wurde am 66. Tage vorgenommen.

Die Schnittuntersuchung des äusserlich normal aussehenden Keimlings erbrachte zunächst das Bestehen einer ausgesprochenen Mikrophthalmie. Die Augenhäute waren normal und dem Alter entsprechend differenziert, während die Linse schwerwiegende Veränderungen zeigte (Abb. 2 b). Sie besass eine deutliche Kapsel, an die sich nach aussen die Kapillaren der Tunica vasculosa und nach innen das einschichtige Linsenepithel anschlossen. Die Linsenfasern liessen eine Dreischichtung erkennen: der zentrale Kern, der sich aus den primär gebildeten Fasern aufbaut, war mehr oder weniger amorph und kaum gefärbt, er bestand ausschliesslich aus degenerierten und zerfallenen Fasern. Ihm schloss sich eine mittlere Schicht an, in welcher die Fasern stark geschwollen, aber deutlich von einander getrennt waren; die Faserquerschnitte waren verschieden gross und flossen stellenweise ineinander über. Die Grenze zum zerfallenen Zentrum war durch eine intensiv gefärbte fädige Struktur hervorgehoben. In der äussersten Schicht folgten Faserquerschnitte, die nur wenig von den kortikalen Fasern einer normalen Linse abwichen.

Es handelte sich also um eine sog. *Cataracta centralis*, die die primären Linsenfasern betraf und die Tendenz hatte, peripherwärts weiterzugreifen. Vergleichen wir die beiden Fälle miteinander, dann sehen wir, dass trotz des Befallenseins der primären Linsenfasern vom Linsenaequator aus neue Fasern gebildet worden waren. Diese lagerten sich um den degenerierten Kern herum an, zeigten aber in den innersten Schichten ebenfalls Degenerationserscheinungen.

3. Der *Fetus R. V.*, 140 mm SSL, weicht insofern von den übrigen Beobachtungen ab, als hier die peripheren und nicht die zentralen Fasern teils bereits zerstört, teils in Auflösung begriffen waren. Es handelte sich hier um eine p e r i p h e r e K a t a r a k t. Wir sind aber nicht in der Lage, die Ursachen für diese abweichenden Verhältnisse anzugeben, da auch die Anamnese, aus welcher wir entnehmen konnten, dass die Mutter am 28. Tage der Gravidität an Röteln erkrankte, uns im Stiche lässt.

4. *Kind Schi.* 32 cm, 800 gr. Auch in diesem Falle erkrankte die Mutter ca. am 28. Tag der Schwangerschaft. Das Kind wurde

drei Wochen vor Termin geboren, zeigte einen ausserordentlich starken Wachstumsrückstand, war aber im übrigen äusserlich durchaus normal gebildet.

An beiden Augen war eine abnorm starke Krümmung der Hornhaut sehr auffällig. Die Cornea war ausserdem etwa auf das Doppelte verdickt und zeigte links eine eigenartige Auflockerung ihres Bindegewebestroma. Die Tunica vasculosa lentis war zurückge-

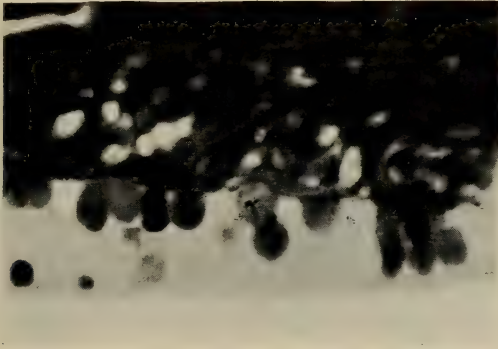


Abb. 3.

Ausschnitt aus der Gegend des hintern Poles der Linse des Kindes Schi, 32 cm.  
Beachte die aus den degenerierenden Fasern austretenden Tropfen.

bildet, die Linsenkapsel besonders hinten verdickt. Das Linsenepithel, das normal differenziert war, ging im Linsenaequator in Fasern über, die in den äussern Schichten sozusagen vollständig normal waren. Der Linsenkern bestand wiederum aus einer amorphen Masse zerfallener Fasern. Ausserdem zeigten aber auch die Fasern in der Umgebung des hinteren Linsenpoles degenerative Veränderungen. Sie sahen gequollen aus und enthielten grosse homogene Tropfen, die aus den Fasern herausquollen und sich unter der Kapsel ansammelten (Abb. 3). So entstand das Bild einer fortschreitenden tropfigen Auflösung auch der sekundär gebildeten Linsenfaser. Noch schöner waren diese fortschreitenden Veränderungen an der Linse von Fall 5 zu sehen.

5. *Kind Bü, 49 cm.* Die Mutter machte ca. am 29. Tag der Schwangerschaft Röteln durch. Das Kind wurde 2 Wochen vor Termin tot geboren. Wir konnten das rechte Auge untersuchen, das mit Ausnahme der Linse vollständig normal entwickelt war. Die



Linse war im Wachstum zurückgeblieben, entrundet und hatte beinahe die Form eines Viereckes (Abb. 4). Der zentral gelegene Zerfallsherd der Linsenfasern nahm etwa  $\frac{2}{3}$  der Linse ein. Die Linsenkapsel war wiederum in der Gegend des hintern Poles stark verdickt. Hier besaßen die Linsenfasern vergrösserte Konturen und enthielten dicke violett gefärbte homogene Tropfen, die aus den Fasern austraten und sich unter der Kapsel ansammelten.



ABB. 4.

Schnitt durch die Vorderhälfte des Auges von Kind B. Beachte den zentralen Zerfallsherd in der Linse und die starke Verdickung der Linsenkapsel in der Umgebung des hintern Linsenpoles.

Diese beiden zuletzt erwähnten Fälle zeigen, dass der Degenerations- und Zerfallsprozess, der die primär gebildeten Linsenfasern in einem sehr frühen Entwicklungsstadium ergreift, weiter schreitet. Man hätte erwarten können, dass die Linsen schliesslich vollständig degeneriert wären, eine Beobachtung, die mehrfach von Augenärzten beschrieben wurde.

#### ZUSAMMENFASSUNG.

Bei allen 5 Keimlingen, in deren Anamnese eine Rubeolaerkrankung der Mutter in der kritischen Phase nachgewiesen werden konnte, fanden wir übereinstimmende Veränderungen an den Augenlinsen. Dabei soll nochmals betont werden, dass die Organentwicklung, abgesehen von einem Wachstumsrückstand, ganz normal vor sich gegangen war. Die Veränderungen bestanden in einer



vakuolären Degeneration der Linsenfasern mit nachfolgendem Zerfall derselben. Die beschriebenen Linsenveränderungen sind nur verständlich, wenn wir berücksichtigen, dass embryonale Gewebe ganz anders auf Viren reagieren, als adulte Gewebe. Wird ein fertig entwickeltes Organ von einem Virus befallen, dann kommt es zu einer reaktiven Granulozytose. Die Granulozyten phagozytieren die krankmachenden Parasiten. In embryonalen Organen hingegen werden die eingedrungenen Viren von den embryonalen Zellen selbst phagozytiert, die Zellen gehen daran zugrunde.

Es fragt sich in diesem Zusammenhang, weshalb die Linse gegenüber dem Rubeolavirus so anfällig ist. Die embryonalen Linsenfasern besitzen eine besonders intensive Proliferations- und Wachstumstendenz. Für das Hühnchen wurde z. B. nachgewiesen, dass der Wachstumskoeffizient der normalen Linse grösser ist, als derjenige des ganzen Körpers. Untersuchungen an der Amphibienlinse haben ausserdem ergeben, dass die Linse einen sehr intensiven Stoffwechsel, besonders Nucleoproteidstoffwechsel besitzt (RICKENBACHER) und damit ein ausgezeichnetes Substrat für das Virus darstellt. Weiterhin sind vielleicht auch die besondern Gefässverhältnisse der Linse von Bedeutung. Die embryonale Linse besitzt keine eigenen Gefässe. Sie wird nur durch die ausserhalb der Kapsel gelegenen Kapillaren versorgt. Ausserdem wird diese Tunica vasculosa lentis noch vor der Geburt vollständig zurückgebildet.

Für Literaturangaben vergl.:

1951. G. TÖNDURY, *Zum Problem der Embryopathia rubeolosa. Untersuchungen an menschenlichen Keimlingen verschiedener Entwicklungsstadien.* Bull. der Schweiz. Akademie der medizinischen Wissenschaften.
  1951. J. RICKENBACHER, *Die Nukleinsäuren in der Augenentwicklung bei Amphibien.* Rev. suisse de Zool.
-

Nº 25. **Karl Theiler**, Zürich. — Die Entwicklung der Zwischenwirbelscheiben bei der Short-Danforth-Maus. (Mit 4 Textabbildungen)

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Zürich.

Die Entwicklungsphysiologie der Zwischenwirbelscheiben ist noch wenig erforscht. Ihre Kenntnis wäre für das Verständnis abnormer Vorgänge sehr wertvoll, besonders weil heute die meisten Forscher zur Ansicht neigen, dass Bandscheibenmissbildungen sehr oft Fehlbildungen der Wirbelkörper verursachen. Die Causalitätskette lässt sich noch weiter zurückverfolgen, wenn man untersucht, wie die Missbildungen der Bandscheiben zustande kommen.



ABB. 1.

Mäuseembryo Sd 2, 14. Gestationstag. Der Schwanz ist fadenförmig verdünnt und verkürzt. Vergr. 4 mal.

Die Zwischenwirbelscheibe der Säugetiere besteht aus einem zentralen Gallertkern und einem Faserring. Der Anulus fibrosus wird schon sehr früh angelegt, wenn noch kein eigentlicher Gallertkern existiert, sondern erst ein sog. „Chordasegment“, TÖNDURY vermutete nun, dass die Sprengkraft des Chordasegmentes die Differenzierung des Anulus fibrosus beeinflusst. Diese Frage ist experimentell sehr schwierig zu prüfen. Die operative Entfernung eines Chordastückes, wie sie bei Amphibien vorgenommen worden ist (THEILER), kommt bei Säugetieren nicht in Betracht. Man kann dagegen genbedingte Chordaschädigungen untersuchen, wie sie stets bei den „Kurzschwanzmäusen“ anzutreffen sind.

Man kennt heute zahlreiche Erbfaktoren, welche bei Mäusen Stummelschwänzigkeit bedingen. Für unsere Frage erwies sich die SHORT DANFORTH-Maus am geeignetsten. Der Faktor *Sd* bewirkt bei Heterozygoten (*Sd*/+) Kurzschwän-

zigkeit und Nierenmissbildungen verschiedenen Grades. Die Homozygoten (*Sd/Sd*) sterben spätestens 24 Stunden nach der Geburt an den urogenitalen Fehlbildungen.

Die heterozygote Maus entwickelt sich nach den Angaben von S. GLUECKSOHN-SCHOENHEIMER bis zum 10. Embryonaltag ganz ungestört. Mit 10½ Tagen erscheinen in den caudalsten Somiten Zellpyknosen und ihre Begrenzung wird unregelmässig. Im Anschluss an diese abnormen Vorgänge in der Schwanzregion degeneriert die gesamte Chorda. Bei den homozygoten Embryonen setzen diese Vorgänge ganz wenig früher ein, führen aber zu stärker ausgeprägten Fehlbildungen.

Für unsere Untersuchungen ist es besonders wichtig, dass der vordere Rumpfabschnitt nicht direkt gestört zu werden scheint. Die Chordareduktion findet also in der cranialen Region innerhalb eines ganz intakten Wirbelsäulenblastems statt. Sie stellt ein Naturexperiment dar, wie es in dieser Präzision nicht nachgeahmt werden kann.

#### UNTERSUCHUNGSBEFUNDE.

4 heterozygote Embryonen vom 14. Tag und 4 neugeborene Homozygote wurden in vollständige Schnittserien zerlegt<sup>1</sup>. Nachstehend seien als vorläufige Mitteilung einige Ergebnisse beschrieben.

##### 1. *Sd* — Mäuse vom 14. Embryonaltag.

In diesem Stadium hat normalerweise die Faserdifferenzierung in den Bandscheibenanlagen eben eingesetzt. Auch die Knorpelbildung hat erst begonnen (EPHRUSSI). Die Chorde besitzt schon segmentale Auftreibungen, die „Chordasegmente“.

Die Chorde der *Sd* — Mäuse scheint auf den ersten Blick nur bruchstückweise erhalten zu sein. Die serienmässige Rekonstruktion ergibt aber, dass nur im Halsgebiet grössere Teile vollständig fehlen, während die Chordasegmente weiter caudalwärts fast vollständig vorhanden sind. Sie bestehen aus einem Zellverband, welcher fast das Aussehen eines Syncytiums besitzt, indem eine Abgrenzung durch Zellmembranen gewöhnlich fehlt. Das Protoplasma enthält oft kleinere oder grössere

---

<sup>1</sup> Die Tiere wurden uns in entgegenkommender Weise von Frau Dr. GLUECKSOHN (Columbia-Universität, N. Y.) zur Verfügung gestellt, wofür wir unsern besten Dank aussprechen.



Vakuolen. Die Zellen sehen im übrigen den umliegenden Knorpelzellen recht ähnlich. Jedenfalls handelt es sich nicht um die druckelastischen, von einer Membran umschlossenen Kugeln, als welche die Chordazellen geschildert werden (SCHAFER). Die histologische Differenzierung ist offenbar erheblich gehemmt. Sehr oft erscheinen die Kerne sogar pyknotisch. Im Wirbelkörperbereich enthält die Chorda nur noch wenige, schattenhafte Kerne, während die Chordascheide bei Azanfärbung als blaues Band deutlich hervortritt.

Am caudalem Ende wird der Verlauf der Chorda unregelmässig.



ABB. 2 und 3.

Sagittalschnitt durch den letzten Brustwirbel, 13½—14 Tage. Links gesunde Maus, rechts SHORT-DANFORTH — Embryo *Sd* 4. Die Chorda ist in Reduktion begriffen, die Faserbildung beeinträchtigt. Vergr. 120 mal.

Bei *Sd* 2 biegt sie z. B. im 25. Wirbel scharf nach ventral um; im 27. Wirbel weicht sie wiederum hakenförmig nach ventral ab, um in 2 kurzen, deformierten Rudimenten zu enden. Eine derartige Fortsatzbildung wird auch beim Menschen regelmässig dort beobachtet, wo die Wirbelsäule sekundär rückgebildet wird (Steissbein, Schwanzanlage).

Die Bandscheiben differenzieren im mittleren und unteren Abschnitt der Wirbelsäule bereits erkennbare Faserringe aus, wenn auch nicht so deutlich, wie bei der normalen Maus (Abb. 2, 3). Dagegen fehlen sie im Halsgebiet; nur ventral sind sie jeweils angedeutet, in Anlehnung an das vordere Längsband.

## 2. Neugeborene Mäuse.

Die verknöchernde Wirbelsäule zeigt nun die gleichen Veränderungen,



aber in direkter Weiterführung. Von der Chorda findet man im Brust — Lendengebiet noch einige rudimentäre Segmente, oft aber überhaupt keine Spuren mehr.

Die Bandscheiben sind im Halsgebiet durch eine Platte aus hyalinem Knorpel ersetzt. Im Brust — Lendenabschnitt trifft man stets Faserringe an, die aber in der Differenzierung etwas zurückgeblieben sind. Gallertkerne fehlen vollständig.

Als interessanter Nebenfund ist eine Hypoplasie und Luxation des Dens epistrophei zu erwähnen, die in 3 von 4 Fällen gefunden wurde. Sie steht offenbar mit der frühzeitigen Rückbildung der Chorda ebenfalls in Zusammenhang.

#### AUSWERTUNG DER BEFUNDE.

Die Faserringe der Zwischenwirbelscheiben sind eindeutig im Halsgebiet am stärksten beeinträchtigt. Man kann diese Tatsache mit 2 Erscheinungen in Beziehung setzen:

1. Die Chorda wird in dieser Region besonders früh zurückgebildet.

2. Die Faserringe entwickeln sich in jedem Fall zuerst in der Gegend der Brust/Lendengrenze. Die Differenzierung schreitet dann nach cranial und caudal fort.

Die ohnehin spät einsetzende Faserdifferenzierung trifft also in der Halsregion mit einer besonders frühzeitigen Reduktion der Chorda zusammen.

Ueberblickt man die Befunde, dann ergibt sich, dass die Differenzierung des Faserringes durch das Vorhandensein eines Gallertkernes begünstigt wird. Man kann sogar vermuten, dass sie

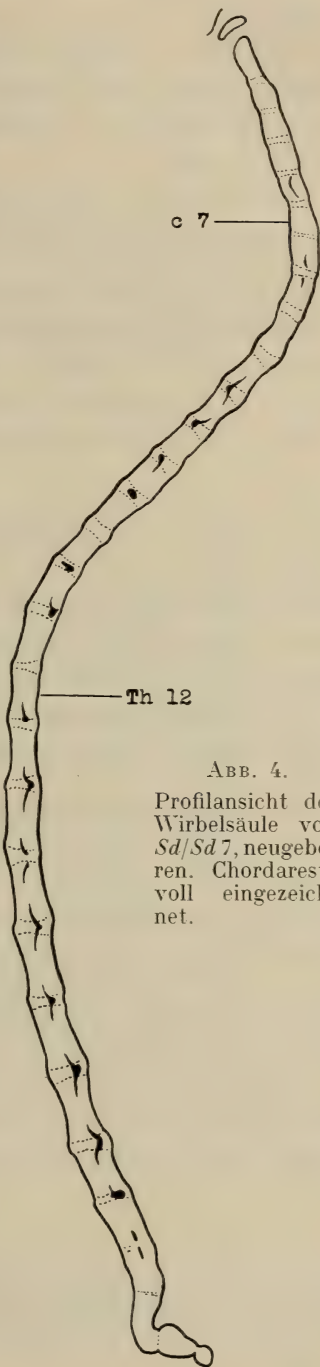


ABB. 4.

Profilansicht der  
Wirbelsäule von  
*Sd/Sd 7*, neugebo-  
ren. Chordareste  
voll eingezeich-  
net.

überhaupt schon an das Bestehen eines Chordasegmentes gebunden ist. Da in der Brust/Lendengegend bis zum Beginn der Faserdifferenzierung noch Chordasegmente nachzuweisen sind, könnte die Ausbildung von Faserringen vielleicht durch diesen Befund erklärt werden.

Auch auf die Genese der angeborenen Densluxation, die im Rahmen dieser Mitteilung nicht näher besprochen werden kann, wirft die vergleichende Teratologie einiges Licht. Dieser Forschungszweig wird in Zukunft noch mehr zur Untersuchung von Missbildungen herangezogen werden müssen. Aus den pathologisch-anatomischen Befunden am Menschen allein wird man dagegen, wie G. B. GRUBER einst erwähnte, niemals einen tieferen Einblick in das Fehlbildungsgeschehen erhalten.

#### LITERATURVERZEICHNIS

1910. SCHAFFER, J. *Die Rückensaite der Säugetiere nach der Geburt nebst Bemerkungen über den Bau und die Verknöcherung der Wirbel*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Abt. 3, 119.
  1935. EPHRUSSI, B. *The behavior in vitro of tissues from lethal embryos*. J. Exp. Zool. 70, 197.
  1937. GRUBER, G. B., zit. nach HARTMANN, K. Fortschr. Rö. Str. 55, 331.
  1943. GLUECKSOHN-SCHOENHEIMER, S. *The morphological manifestations of a dominant mutation in mice affecting tail and urogenital system*. Genetics 28, 341.
  1945. ——— *The embryonic development of mutants of the Sd — strain in mice*. Genetics 30, 29.
  1949. TÖNDURY, G. *Die Bedeutung der Chorda dorsalis für die Entwicklung der Wirbelsäule*. Arch. Jul. Klaus—Stiftg. 24, 237.
  1950. THEILER, K. *Die Auswirkung von partiellen Chordadefekten bei Triton alpestris*, Roux'Archiv für Entw. Mechan. 144, 476.
-

N<sup>o</sup> 26. **J. Seiler**, und Mitarbeiter <sup>1</sup>, Zürich. — Analyse des intersexen Fühlers von *Solenobia triquetrella* (Psychidae, Lepid.). (Mit 2 Textabbildungen).

(Zürich, Zoologisches Institut der Eidgen. Tech. Hochschule.)

### 1. FRAGESTELLUNG.

Ein Intersex besteht, wie gezeigt wurde (cf. SEILER, *Experientia*, 1949, XI), aus einem unregelmässigen Mosaik rein weiblicher und rein männlicher Areale, die kompromisslos aneinander schliessen. Etwas Intermediäres gibt es nicht. Das gilt zunächst aber nur für solche homologen Organe, welche bei den reinen Geschlechtern aus morphologisch verschiedenen Zellen aufgebaut sind (Keimdrüse, proximale Gonodukte, Afterwollareal, Intersegmentalzone etc.). Um einen kurzen Ausdruck zu haben, nannte BALTZER solche Organe „qualitative Organe“.

Ihnen gegenüber stehen die „quantitativen Organe“, d. h., Organe, welche sich in beiden Geschlechtern dem Anscheine nach nur quantitativ unterscheiden (viele Facetten beim Männchen, wenige beim Weibchen, lange Fühler, lange Beine beim Männchen, kurze beim Weibchen etc.). All diese Organe zeigen beim Intersex irgendeine intermediäre Stufe der Ausbildung.

Haben wir es nun bei diesen quantitativen Organen wirklich mit intermediärer Entwicklung zu tun, wie es den Anschein hat? Und wenn es eine solche Entwicklung gibt, was ist darunter zu verstehen? Oder trügt der Schein, und gilt für die quantitativen Organe dasselbe, was für die qualitativen bewiesen wurde? Diese Fragen möchten wir lösen.

---

<sup>1</sup> Für Hilfe danke ich Diter v. WETTSTEIN, Frl. KISTLER und meinen früheren und jetzigen Assistenten H. AMMANN, Dr. BERNASCONI und E. MEIER; Dr. NADAI danke ich für Hilfe bei den variationsstatistischen Berechnungen.

## 2. DAS UNTERSUCHUNGSOBJEKT.

Als Untersuchungsobjekt wählten wir den Fühler. Wir suchten nach Zellen oder Zellstrukturen, die geschlechtsdimorph sind. Es

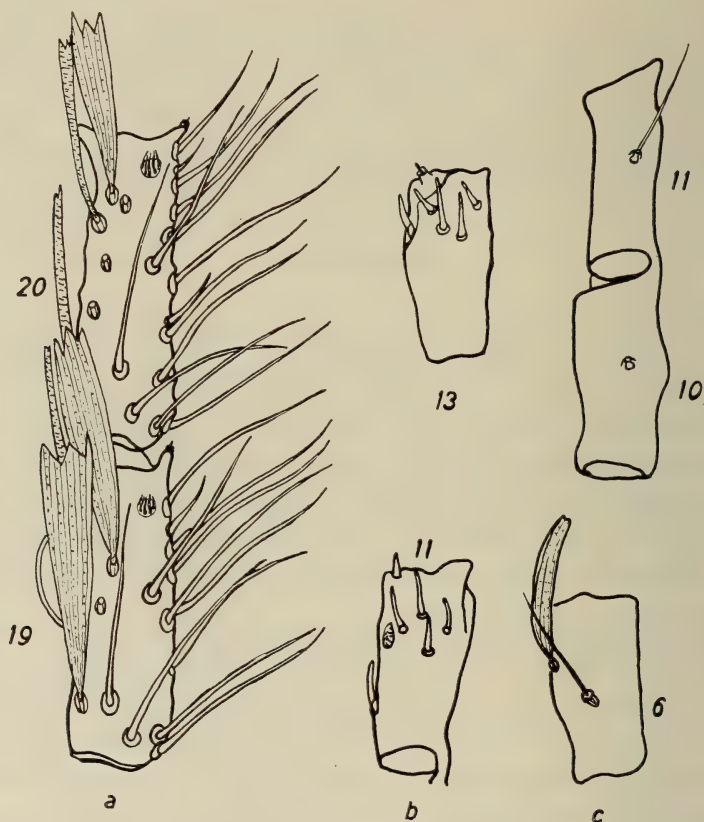


ABB. 1.

- a) Männlicher Fühler, 19. und 20. Glied in Lateralansicht. Die Schuppen sind z.T. ausgefallen, an den leeren Follikelzellen erkennbar. Es sind nicht alle Borsten gezeichnet.  
 Weiblicher Fühler (tetraploid parth.). — b) 11. und 13. Glied in Ventralansicht;  
 c) Dorsalansicht des 6., 10. und 11. Gliedes. Die dorsale Borste des 10. Gliedes ist ausgefallen. Die Glieder sind relativ häufig nicht ganz unterteilt, wie 10/11. Vergr. 325

war von vornherein klar, dass nur Cuticularbildungen, wie Schuppen und Borsten, in Frage kommen.

Das Männchen hat an jedem Fühlerglied auf der Oberseite und



laterodorsal Schuppen; lateroventral und auf der Unterseite sind Borsten (Abb. 1 a). Der weibliche Fühler hat nur ganz vereinzelt Schuppen auf der Oberseite und Borsten auf der Ober- und Unterseite (Abb. 1 b, c). Die Schuppen sowohl wie die Borsten gehen je aus einer Bildungszelle hervor, erfüllen also die Bedingungen, die wir für unsere speziellen Zwecke brauchen.

Wie ausgedehnte Untersuchungen zeigten, eignen sich für unsere Zwecke gerade die Gebilde, auf die wir die grössten Hoffnungen setzten, die Schuppen, nicht. So viel wir vorerst wissen, sind sie nicht geschlechtsdimorph. Wohl aber trifft das für die Borsten zu.

### 3. DIE BORSTEN.

Um unsere Analyse zu vereinfachen, lassen wir in beiden Geschlechtern die ersten vier Fühlerglieder unberücksichtigt. Sie zeigen zu komplizierte und zu mannigfache Verhältnisse. Ausserdem lassen wir in beiden Geschlechtern die auf der Fühleroberseite vorhandenen Borsten weg, weil sie nur an der proximalen Fühlerhälfte vorhanden sind und nur im weiblichen Geschlecht deutlich in Erscheinung treten (Abb. 1 c).

Wir berücksichtigen also nur die auf der Unterseite vorhandenen Borsten. Im weiblichen Geschlecht sind sie kurz und finden sich, wie die Abbildung zeigt, vorzugsweise, aber nicht immer, auf der distalen Gliedhälfte. Ihre Länge beträgt beim tetraploid parth. Weibchen  $14,02 \mu$  ( $\sigma = \pm 3,227$ ;  $m = \pm 0,195$ ). Ihre Zahl beträgt pro Glied (5.-Endglied) im Mittel 3,34.

Das Männchen hat auf der Fühlerunterseite zweierlei Borsten; einmal lange und schlanke Borsten. Sie haben im Mittel eine Länge von  $66,63 \mu$  ( $\sigma = \pm 5,692$ ;  $m = \pm 0,200$ ). Die mittlere Zahl der langen Borsten pro Segment beträgt 23,05. Ausserdem sind in jedem Fühlerglied kurze Borsten vorhanden (vergl. Abb. 1 a). Ihre mittlere Länge beträgt  $22,67 \mu$  ( $\sigma = \pm 4,093$ ;  $m = \pm 0,184$ ). Pro Segment sind im Mittel beim Männchen 3,70 solcher Borsten vorhanden. Eine Transgression zwischen der Länge der grossen und kleinen Borsten gibt es nicht.

Die Intersexen, von welchen im folgenden die Rede sein wird, sind aus der Kreuzung tetraploid parth.  $\text{♀} \times \text{♂}$  hervorgegangen; sie sind triploid. Man möchte erwarten, dass bei den Triploiden die

Borstenlänge zwischen der der tetraploiden und der diploiden Tiere liegt. Solche Beziehungen zwischen Zahl der Chromosomensätze und der Borstenlänge bestehen aber nicht. Der Fühler als Ganzes ist bei allen drei Weibchenarten, den bisexuellen ♀, dipl. parth. und tetrapl. parth. ♀, ungefähr gleich lang, und dasselbe trifft auch für die Borsten zu. Der Längenmittelwert für die Borsten der bisex. ♀ beträgt  $14,03 \mu$  ( $\sigma = \pm 2,146$ ,  $m = \pm 0,151$ ) und der der diploid parth. ♀ ist  $13,28 \mu$  im Mittel ( $\sigma = \pm 2,146$ ;  $m = \pm 0,151$ ). Die Differenzen zwischen den Borstenlängen der verschiedenen Weibchensorten sind statistisch nicht gesichert.

#### 4. DER INTERSEXE FÜHLER.

Es gibt kein Organ bei Intersexen, das sich so sehr für eine quantitative Analyse des sexuellen Mosaiks eignen würde, wie der Fühler. An ein und demselben Organ stehen eine ganze Reihe von Merkmalen zur Prüfung zur Verfügung: Länge des ganzen Fühlers, relative Länge der einzelnen Glieder, Zahl der Glieder, Zahl und Form der Schuppen, Zahl und Länge der Borsten u. a. m. Die Resultate der rein quantitativen Analyse übergehen wir hier. Es sei nur so viel gesagt, dass die Zahl der Schuppen und die Zahl der Borsten im allgemeinen zunimmt, wenn wir von weibchenähnlichen Intersexen zu den intermediären und den männchenähnlichen Tieren vorschreiten. Das gilt jedoch nur als grobe Regel, die nur zu erkennen ist, wenn ein grösseres Material überblickt wird. Die Uebereinstimmung der einzelnen Merkmale im Grade der Intersexualität ist häufig gering oder fehlt gelegentlich ganz. So kann an ein und demselben Fühler der proximale Teil im grossen und ganzen weibchenähnlich sein, der distale männchenähnlich, wie beispielsweise bei dem Intersex Nr. 45 der Abb. 2 *a*, *b*. Es kann aber auch umgekehrt sein, d. h. der proximale Teil des Fühlers kann männchenähnlich sein und der distale ist weibchenähnlich, oder der mittlere Teil ist männchenähnlich und Anfang und Ende sind weibchenähnlich u. a. m.

Was uns hier interessiert, ist die Frage der qualitativen Unterschiede.

Es mag vielleicht noch denkbar sein, dass die Borstenlänge ein quantitatives Merkmal sein könnte. Ist das aber der Fall, und gibt es bei Intersexen eine intermediäre Entwicklung, so müssten wir

bei den  $F_1$  Tieren intermediäre Borstenlängen erhalten, d. h., es müsste die Borstenlänge successive ansteigen, wenn wir von weibchenähnlichen Tieren über die intermediären zu den männchenähnlichen vorschreiten.

Handelt es sich aber um ein geschlechtsspezifisches, qualitatives

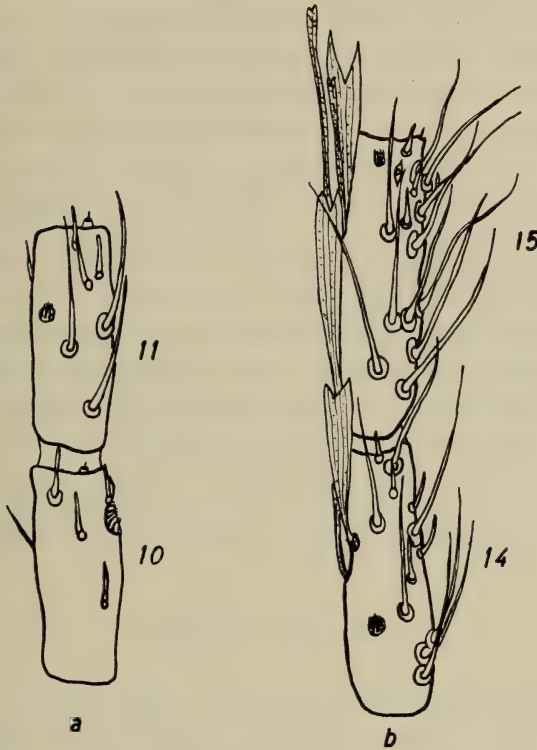


Abb. 2.

Glieder von Intersex Nr. 45. Der proximale Teil des Fühlers ist weiblich — weibchenähnlich, der distale Teil männlich — männchenähnlich. — a) Ventralansicht vom 10. und 11. Glied. In beiden Gliedern die dorsale Borste links herauschauend. Im 11. Glied 3 männliche Borsten. Ventralansicht; b) 14. und 15. Glied. Alles, was an Borsten und Schuppen vorhanden ist, gezeichnet. Lateralansicht. Vergr. 325.

Merkmal, und ist eine einzelne Hypodermiszelle entweder weiblich oder männlich determiniert, so sind beim Intersex Borsten zu erwarten, die denjenigen der reinen Geschlechter entsprechen.

Die Alternative kann nur auf statistischem Wege entschieden werden. Zunächst stellten wir fest, dass bei weibchenähnlichen



Fühlern neben kurzen Borsten vereinzelte lange Borsten vorhanden sein können (Abb. 2). Weiter zeigte es sich, dass bei Betrachtung von intersexen Fühlern aller Intersexualitätsgrade diese beiden Kategorien von Borsten vorhanden sind. Endlich haben wir sämtliche Borsten einer grösseren Zahl von Intersexen, die allen Intersexualitätsgraden angehören, gemessen und die Resultate in Kurvenform dargestellt. Wir erhielten 2 Kurven, von welchen die eine der Kurve der langen Borsten der Männchen entspricht und die andere der Kurve der Weibchenborsten + der der kurzen Borsten der Männchen. Eine Transgression beider Kurven existiert praktisch nicht. Der Mittelwert der langen Borsten der Intersexen entspricht fast genau dem Mittelwert der langen Borsten der Männchen ( $M = 65,55 \mu$ ;  $\sigma = \pm 9,91 \mu$ ;  $m = \pm 0,18$ ). Der Mittelwert der kurzen Borsten entspricht ungefähr dem Mittelwert der kurzen Borsten bei den reinen Geschlechtern ( $M = 21,36 \mu$ ). Zwar ist die Streuung der Borstenlänge bei Intersexen grösser als bei den reinen Geschlechtern; doch verblüfft das nicht, denn die Streuung ist bei Intersexen ganz allgemein sehr gross.

Unsere Alternative ist damit im prinzipiellen entschieden. Einzelheiten sollen noch weiter ausgearbeitet werden. So sind wir daran, zu prüfen, ob es auf statistischem Wege gelingt, bei Intersexen die Borsten des Weibchens von den kurzen Borsten des Männchens zu trennen.

## 5. SCHLUSSFOLGERUNG.

Aus den geschilderten Ergebnissen geht hervor, dass es bei unsern Intersexen keine intermediäre Entwicklung gibt, trotzdem das immer und immer wieder behauptet wird <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Auch NÜESCH spricht in seiner Habilitationsrede (Geschlechtsbestimmung und Intersexualität, Verh. d. Nat. Ges. Basel, Bd. 61, S. 109, 1950) von intermediärer Entwicklung.

Auf den übrigen Inhalt dieser Schrift gehe ich nicht ein, muss mich aber zur Wehr setzen gegen die Art, wie NÜESCH seine Vorstellungen mit meiner Interpretation des Phaenomens der Intersexualität, die der Leser in meinem *Experientia*-aufsatz (1949) findet, zu einem *Mixtum compositum* vereinigt, das nur Verwirrung anstiften wird.

Ausserdem schöpft NÜESCH aus einem Entwurf meiner Deutung, den ich 1948 ganz für interne Zwecke schrieb, und den ich NÜESCH zum Lesen gab. In diesem Entwurf sind Elemente der Deutung vorhanden, die ich später als unbrauchbar fallen liess, weil sie mit gewissen Tatsachen nicht harmonieren. Wenn jetzt NÜESCH hervorholt, was ihm gut scheint, so wird der Effekt der sein, dass überflüssige Diskussionen ausgelöst werden.



Die einzelne Zelle ist auch beim Fühler wie bei irgendeinem der qualitativen Organe weiblich determiniert oder sie ist männlich determiniert, und nur deshalb hat der Fühler als Ganzes ein intermediäres Aussehen, weil im Blastem des intersexen Fühlers die weiblich determinierten Zellen den Teilungsrhythmus haben, der dem der reinen Weibchen entspricht, und die männlich determinierten Zellen den Teilungsrhythmus, der für das Männchen charakteristisch ist; so entsteht im Effekt ein scheinbar intermediäres Organ, in welchem die rein weiblichen und rein männlichen „Areale“ nicht ohne weiteres wahrgenommen werden können.

Was für den Fühler gilt, der ein quantitatives Organ par excellence ist, gilt zweifellos auch für jedes andere quantitative Organ.

Dass unsere Schlussfolgerung richtig ist, ergibt sich übrigens auch aus elektronenmikroskopischen Untersuchungen; sie zeigen, dass: zwischen kurzen und langen Borsten strukturelle Verschiedenheiten bestehen und dass es beim Intersex zwischen diesen beiden Kategorien von Borsten keine Uebergänge gibt; entweder das Eine oder das Andere! Doch darüber soll in der definitiven Arbeit berichtet werden.

---

N<sup>o</sup> 27. **F. Baltzer**, Bern und **W. Schönmann**, Biel.  
— Ueber die Letalität des Bastards *Triton palmatus*  
♀ × *Salamandra atra* ♂. (Mit 3 Textabbildungen.)

Wenn man das Ei von *Triton palmatus* mit Samen von *Salamandra maculosa* oder *atra* befruchtet, entwickelt sich zunächst eine normale junge Blastula. Im späten Blastulastadium (HARRISON 8<sup>+</sup>) geht dieser Bastard zugrunde. Eine normale Gastrulation findet nicht statt (BALTZER 1934, SCHÖNMAN 1938). Eine dünne animale Zellschicht und die Urmundregion bleiben etwas länger am Leben.

Diese Bastardkombination ist in verschiedener Hinsicht für das Problem der Zell-Letalität (vgl. HADORN 1949) interessant:

1. Die Erkrankung tritt in einer gut definierten Phase auf.
2. Es lassen sich, wie SCHÖNMANN gefunden hat, bestimmte Chromosomen- und Kernanomalien feststellen: Im Stadium der alten Blastula kommt es häufig zu einer schlechten Trennung von Tochterchromosomen (Abb. 1 g) und damit zu nachgeschleppten Chromosomenteilen (1 h), später zu teilweiser und vollständiger Pyknose (1 i, k). Es ist klar, dass diese Anomalien in irgend einer Weise mit der Bastardierung, d. h. mit der Einverleibung eines fremden Kerns in das palmatus - Ei zusammenhängen. Doch konnte nicht festgestellt werden, ob sich nur die *Salamandra*-Chromosomen abnormal verhalten.
3. Weiter liess sich feststellen, dass nur ein Teil der Kerne letal wird. Die degenerierenden Zellen treten ins Blastozoele über; ein gesunder Teil erhält sich länger als dünne animale Aussenwand und als kompakterer Urmundbereich (Abb. 1 l). In den nächsten Tagen gehen auch diese Anteile zugrunde.

4. Wird solches animales Material des erkrankten Keims in gesunde *Triton*wirte verpflanzt, entwickelt es sich weiter und nimmt an der Entwicklung der verschiedensten Organe teil (LÜTHI 1938).

Eine Letalität kann autonom oder sekundär, sie kann andererseits für den Keim als Ganzes total oder partiell sein. Als autonom ist sie zu bezeichnen, wenn sie unbeeinflussbar im Zell- und Kerngeschehen abläuft. Andererseits ist sie partiell (d. h. ihre Penetranz ist herabgesetzt), wenn ihr nicht alle Zellen eines Keimes anheim fallen.

Die oben erwähnte vitale Entwicklung der Bastardtransplantate konnte auf zwei Arten erklärt werden.

Entweder: Das von LÜTHI verpflanzte, dem erkrankten Keim entnommene Material konnte sich deshalb normal entwickeln, weil es von der partiellen Letalität gar nicht erfasst worden war und das letale Material schon abgestossen hatte.

Oder: Das verpflanzte Material wäre in späterer Phase aus eigener Zell-letalität auch zugrunde gegangen. Es entwickelte sich aber normal, weil die Letalität nicht autonom war und durch den gesunden Wirt aufgehoben werden konnte, so wie dies

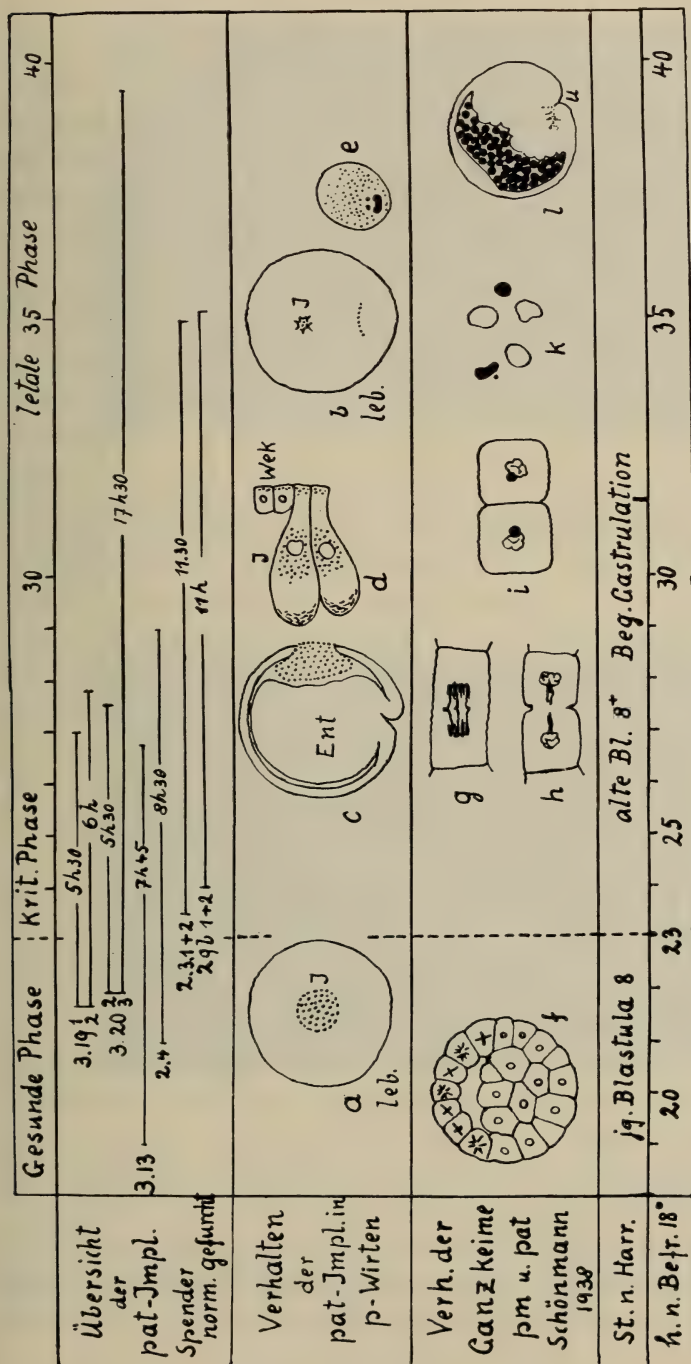


Abb. 1.

Übersicht über die Letalität des Gattungsbastards *Triton palmatus* ♀ × *Salamandra atra* ♂ („pat“) bei Ganzkeimen und Frühimplantaten. Ent = Entoderm, J = Implantat, U = Urmund, Wek = Wirtsektoderm. Nähere Erklärung im Text.

bei verschiedenen merogonischen Amphibienbastarden nachgewiesen worden ist (BALTZER 1930, HADORN 1930-37).

Weitere Aufklärung liess sich von *Frühimplantaten* erwarten. Solche Versuche hat Dr. SCHÖNMANN im letzten Frühjahr während einer kurzen Beurlaubung vom Schuldienst gemacht, der Sprechende hat dann die weitere Untersuchung übernommen. Dabei gehörten die implantatspendenden Bastardkeime alle zur Kombination *palmaris* ♀ × *Sal. atra* ♂.

Abb. 1 gibt eine Uebersicht über die besten Versuche. Die kritische Phase beginnt im mittleren Blastulastadium mit einer etwas anormalen Pigmentverteilung. Chromosomenanomalien treten, wie wir gesehen haben, erst einige Stunden später auf. Das zu implantierende Material wurde den vitalgefärbten Bastardkeimen im maximum 4 Stunden vor, spätestens aber eine Stunde nach Beginn der kritischen Phase entnommen. Der Spender wurde sofort nach der Implantatentnahme fixiert; die Wirtskeime mit den Implantaten wurden weitergezüchtet und 5½ bis 17½ Stunden später fixiert. Die Implantate waren, weil vitalgefärbt im Leben gut zu verfolgen (Abb. 1 a). Sie blieben an Umfang in den ersten Stunden noch gleich oder nahmen an Umfang noch etwas zu. Ca. 10 h später werden sie kleiner, unklar in der Begrenzung, im Umriss unregelmässig zackig (Abb. 1 b).

#### ZYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNG.

Die Implantate sind in dem noch ungefärbten Paraffinschnitten an den erhalten gebliebenen vitalgefärbten Pigmentgranulen nachweisbar. Zur Färbung der Schnitte wurde verwendet: Für Uebersichtspräparate Hämalaun-Orange, für Desoxyribonucleinsäure die Feulgenreaktion, für Ribonucleinsäure nach BRACHET (1947). Methylgrün-Pyronin mit und ohne Vorbehandlung durch Ribonuclease. Die Untersuchung ergab für die Implantate verschiedenen Alters das folgende:

a) *Implantationsalter 5—6 Stunden*. Fixierung ca 4 Stunden nach Beginn der kritischen Phase (Keime 3.19. 1 u. 2; 3.20.2). Das Implantat ist gut abgrenzbar und nimmt noch am Ektoderm teil (Abb. 1 c, Abb. 2). Ein Teil der Zellen ist schon ins Blastocoel abgedrängt.



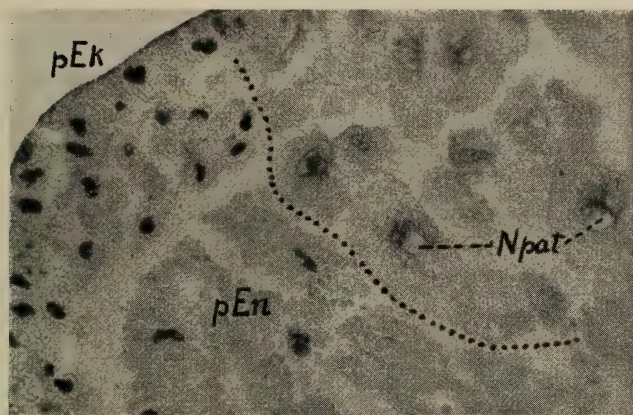


ABB. 2.

Bastardimplantat, fixiert 6 h nach der Implantation in eine junge Gastrula. Zenker, Feulgenfärbung. Npat = Kerne von Bastardzellen; pEk = Wirts-ektoderm; En = Wirtsentoderm; Punktierter Linie = Implantatgrenze (Prot.p/pat 3.19.2. Vergr. 200fach).

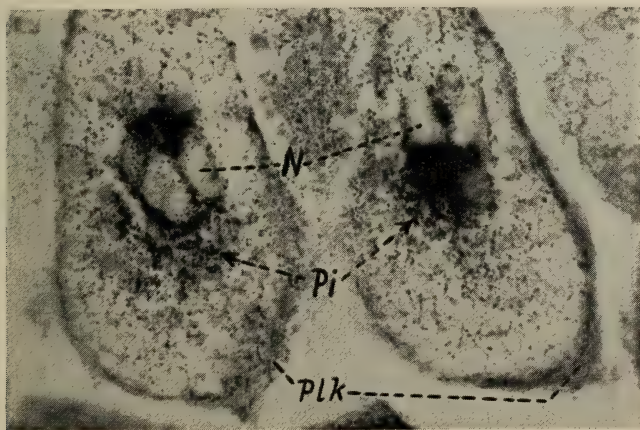


ABB. 3.

Gleiches Implantat wie Abb. 2. Innere Teile von zwei pat-Ektodermzellen. Färbung Methylgrün-Pyronin. N = Kern; Pi = Pigmentgranula; Plk = mit Pyronin rot gefärbte Plasmakappen. (Vergr. 450fach.)

Die Implantatzellen sind grösser als die Ektodermzellen des Wirtes (Abb. 1 d) auch grösser als dessen Entodermzellen. Sie sind auffallend reich an unregelmässig verteiltem braunem Pigment.

Die meisten Zellen haben Ruhekerne. Diese sind auffallend chromatinleer, was sowohl die Färbung nach Feulgen, wie diejenige mit Methylgrün-Pyronin ergibt (Abb. 2 und 3). Dagegen ist das Plasma reich an Ribonucleinsäure. Vor allem bildet das periphere Plasma solche durch Pyronin stark rot färbbare Bereiche. Besonders auffallend zeigen die noch am Ektoderm teilnehmenden Pat - Zellen gegen das Blastocoel hin breitere rot gefärbte dotterfreie Plasmakappen (Abb. 3).

Wird der Schnitt vor der Färbung mit Ribonuclease behandelt, so bleibt die Rotfärbung aus. Danach muss es sich um Ribonucleinsäure handeln.

Ausser Zellen mit ruhenden Kernen sind auch Mitosen da. Sie sind meistens normal. Ihr Spindelplasma färbt sich mit Pyronin normal rot. Chromosomen-Nachzügler werden eher selten gefunden. Partiell oder völlig pyknotische Kerne sind im diesem Implantatalter sehr selten.

b) *Implantationsalter rund 11 Stunden.* Der wandständige Implantatanteil ist sehr klein geworden. Die meisten Implantatzellen liegen jetzt im Blastocoel und sind schon an ihrem Pigmentreichtum leicht erkennbar. Sie haben pyknotische Kerne mit Feulgen-positiven Chromatintropfen. (Abb. 1 e.) Mitosen fehlen.

Der Abbau der Dotterkörner wird von der Letalität nicht betroffen. Im Gehalt an Dotterkörnern und in deren Grösse entsprechen die Implantatzellen den Ektodermzellen des Wirtes.

c) *Kontrollen* mit Implantaten aus jungen *Triton*-Blastulen entwickeln sich, wenn vorsichtig und nicht zu früh operiert wird, normal.

#### ZUSAMMENFASSUNG.

Durch das Verhalten der Implantate wird die eine der Eingangs gestellten Fragen beantwortet: Die Letalität ist autonom. Ihr Eintreten wird durch den gesunden Wirt nicht beeinflusst. Sie wirkt allem Anschein nach auf den Kern als ganzes und nicht nur auf die artfremden Chromosomen. Ein gewisser Unterschied im Verhalten des Implantats und des Ganzkeims scheint zu bestehen. Bei den Implantaten scheint sich im Gegensatz zu den Ganzkeimen keine gesunde Aussenschicht zu erhalten. Mit

der Zunahme der Degeneration füllt das Wirtsektoderm die Implantatstelle mit einer dünnen eigenen Schicht aus. Ob sich nicht einzelne gesunde Bastardzellen erhalten, lässt sich nicht feststellen. Mit der Degeneration ist auch das Schrumpfen und Undeutlichwerden des Implantats im Leben erklärt.

Als zweites Problem stellt sich die Frage, was nun eigentlich während der kritischen Phase vor sich geht. Sie berührt den Nucleinsäurehaushalt. BRACHET (1947 a, S. 496 u. a. O., 1947 b, S. 318) nimmt an, dass bei anormalen haploiden und hybriden Kombinationen vor allem die Synthese der Ribonucleinsäure betroffen wird. Es liegt auf der Hand, dass jeder gut untersuchte letale Bastard für diese allgemeine Frage ein wertvolles Prüfungsmaterial bildet. Im vorliegenden Fall weist die Substanzlosigkeit und äusserst magere Feulgenfärbung der Kerne zu Beginn der Letalität darauf hin, dass primär vor allem die Bildung der Feulgenpositiven Desoxyribonucleinsäure betroffen ist, während das Plasma nicht weniger, sondern eher reicher an Ribonucleinsäure zu sein scheint als die Wirtszellen.

Eine genauere Analyse braucht jedoch eine verfeinerte Methode und zeitlich genau synchrone Kontrollen. Wir haben das Material in der jungen Bastardblastula bisher aus technisehn Gründen nicht gleich junge sondern in ältere Wirtsblastulen oder junge Gastrulen implantiert. Es ist also für einen genaueren Vergleich zu jung, und der Stadienabstand vergrössert sich auch noch dadurch, dass die Bastardzellen in der kritischen Phase ihre Entwicklung verlangsamten. Gerade in der Blastula nimmt jedoch der Nucleinsäuregehalt mengenmässig stark zu. Es könnte also die auffallende Leere an Desoxyribonucleinsäure in den Feulgenpräparaten zum Teil auf diesem Altersunterschied beruhen.

#### LITERATUR

1934. BALTZER, F. *Ueber die Entwicklung der Bastardkombination Triton palmatus ♀ × Salamandra maculosa ♂*. Rev. Suisse Zool. 41.
1939. BALTZER, F., SCHÖNMANN, W., LÜTHI, H. und BOEHRINGER, F. *Analyse der nucleären Letalität bei Urodelen-bastarden*. Arch. exp. Zellforschung, Bd. XXII.



- 1947a. BRACHET, J. *Embryologie chimique*. 2<sup>me</sup> éd. Masson, Paris.  
 1947b. — *Biochemical and physiological interrelations between nucleus and cytoplasm during early development*. Growth, Vol. 11.  
 1937. HADORN, E. *Die entwicklungsphysiologische Auswirkung der disharmonischen Kern-Plasmakombination beim Bastardmerogon Triton palmatus* (♀) × *Triton cristatus* ♂. Roux'Archiv, 136.  
 1949. — *Begriffe und Termini zur Systematik der Letalfaktoren*. Arch. Julius Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung etc. Bd. XXIV.  
 1938. LÜTHI, H. R. *Die Differenzierungsleistungen von Transplantaten der letalen Bastardkombination Triton* ♀ × *Salamandra* ♂. Roux Arch. 138.  
 1938. SCHÖNMANN, W. *Der diploide Bastard Triton palmatus* ♀ × *Salamandra* ♂. Roux Arch. 138.
- 

Nº 28. **U. Weidmann**, Zürich. — Über den systematischen Wert von Balzhandlungen bei *Drosophila*.  
 (Mit 4 Textabbildungen.)

(Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.)

#### PROBLEMSTELLUNG.

STURTEVANT (1942) vertrat die Ansicht, dass Balzhandlungen bei *Drosophila* zur Entscheidung der verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit verschiedener Arten zu Gruppen und Untergattungen von geringem Wert seien. Immerhin liess er die Möglichkeit offen, dass sich Verhaltenselemente vielleicht bei genauerer Kenntnis der Balzgewohnheiten der in Frage kommenden Arten doch systematisch verwenden lassen.

Im Folgenden sollen einige von mir eingehend untersuchte Arten auf dieses Problem hin geprüft werden. Wie ich gleich vorwegnehmen möchte, ergibt sich dabei, dass Verhaltenselemente sehr wohl systematisch brauchbar sind, unter der Voraussetzung eben, dass man die betrachteten Arten gründlich kennt.



Nach dem Vorgehen von LORENZ (1941) und STURTEVANT (1942) wird die Anzahl der Handlungen gezählt, in welchen sich zwei Arten unterscheiden, dh. man addiert alle jene Handlungen, die bei einer der beiden Arten auftreten, während sie der anderen fehlen. Handlungen, welche beide Arten gemeinsam besitzen, oder welche bei beiden zugleich fehlen, werden dagegen nicht berücksichtigt. Je kleiner diese Anzahl ist, desto engere Verwandtschaft ist zwischen den betrachteten Arten anzunehmen, während eine grosse Anzahl Unterschiede auf einen grösseren systematischen Abstand deutet.

#### MATERIAL.

Zur Prüfung benützte ich schweizerische Arten der *melanogaster*- und *obscura*-Gruppe, welche zur Untergattung *Sophophora* gehören, sowie zwei weitere Arten aus anderen Subgenera: *D. hydei*, Untergattung *Drosophila* und *D. busckii*, Untergattung *Dorsilopha*<sup>1</sup>.

Durch STURTEVANT (1921), MAYR (1946), SPIETH (1947 und 1949) und andere Autoren wurden Balzhandlungen bei *Drosophila* beschrieben. Die Untersuchung der obigen Arten lieferte indes ausser diesen einige neue, noch nirgends in der Literatur erwähnte Balzbewegungen:

**Flugstellung:** Das Männchen hält beide Flügel längere Zeit (bis 30 sec) weit geöffnet, während es vor dem Weibchen steht. Deutlich bei *D. obscuroides*. Bei *D. simulans* oft nach scissoring.

**Rüssel aus:** Der Rüssel wird vor dem Weibchen ausgestreckt, oft unter Ausstossen eines Tropfens Speichel. Während der Balz nur bei Arten der *obscura*-Gruppe beobachtet. Im Gegensatz zu licking werden dabei die weiblichen Genitalien nicht berührt.

**Mittelbeinrudern:** Das Männchen streckt beide Mittelbeine in die Luft, oft unter charakteristischen Rotationsbewegungen. Bei allen untersuchten Arten der *obscura*-Gruppe ausser *D. helvetica*.

**Körperzittern:** Das Männchen steht mit allen Beinen fest auf dem Boden und bringt den ganzen Körper in rasche Vibration nach hinten und vorne. Häufig bei *D. ambigua*.

**Abdomenzittern:** Das Abdomen zittert sehr rasch auf und ab. Bei fast allen untersuchten Arten auftretend.

<sup>1</sup> Für die Uebersendung mehrerer *Drosophila*arten bin ich Herrn Prof. BUZZATI-TRAVERSO, Pavia zu Dank verpflichtet.

**Abdomenwippen:** Das Abdomen wird stark nach oben und unten gebogen, oft nur einmal, oft wiederholt. Bei allen Arten.

**Abdomenkrümmung:** Das Männchen krümmt das Abdomen soweit untendurch, dass der Phallus nach vorn schaut. Eventuell ist dies nur eine Intention zur Kopulation. Tritt jedoch nicht bei allen Arten auf.

**Abdomenpacken:** Das Männchen packt das Abdomen des Weibchens während der Balz mit den beiden Vorderbeinstarsen. Bei *D. melanogaster* und *D. simulans*.

**Abdomendrehen:** Das Weibchen dreht bei Abwehr sein Abdomen derart um die Längsachse, dass die Unterseite zum Teil von oben sichtbar wird. Die Ventralseite des Abdomens wird dabei immer gegen das Männchen gerichtet. Deutlich bei *D. subobscura*.

**Abdomenschwellen:** Das Abdomen des Weibchens schwillt stark an, oft rhythmisch wiederholt. Bei *D. busckii* als Kopulationseinladung.

**Abdomenverlängerung:** Das Abdomen des Weibchens wird lang und dünn. Bei *D. simulans* oft unmittelbar bevor das Männchen zur Kopulation ansetzt.

**Flügel spreizen:** Flügel spreizen des Weibchens geschieht bei gewissen Arten erst nachdem das Männchen bereits halb aufgestiegen ist (*obscura*-Gruppe), bei anderen Arten (*D. hydei* u. andere) löst es mounting des Männchens aus, und bei einer dritten Gruppe von Arten kann es überhaupt nicht nachgewiesen werden.

**Tropfen abnehmen:** Das Weibchen berührt mit seinem Rüssel den Rüssel des Männchens. Bei *D. subobscura* wiederholt gesehen. Hat die Bedeutung einer Kopulationseinladung.

Auf eine Reihe weiterer, hier nicht unmittelbar interessierender Balzhandlungen wird in einer anderen Publikation eingegangen werden.

## ERGEBNIS.

In Abb. 1 ist für jede der untersuchten Arten angegeben, was für Balzhandlungen bei ihr auftreten; lediglich einige allgemein vorkommende Handlungen sind weggelassen worden. Ich bediene mich dabei einer Darstellungsart, wie sie LORENZ in seiner Anatidenarbeit (1941) verwendet hat: Arten, die viele Handlungen gemeinsam haben, sind nebeneinandergestellt worden. Gemeinsames Vorkommen einer Handlung wird durch eine wagrechte Linie markiert.

	subobscura	ambigua	bifasciata	obscuroides	helvetica	melanogaster	simulans	busckii	hydei
extruding									
Abdomenwippen u.a.									
Abdomendepression					?				
Abdomenzittern									
stamping									
Rüssel aus							?		
Abdomenkrümmung					o				
kicking			o	o					
vibration									
switching								x	
Abdomendrehen			o						
Flügel spreizen nach mounting					?				
vor mounting							?		
Flugstellung							x		x
licking									
Mittelbeinrudern									
Tropfen abnehmen									
Abdomenpacken									
Körperzittern		x							x
Abdomenschwellen									x
Abdomenverlängerung							x		
	obscura - Gruppe					mel.-Gr.			

Abb. 1.

Übersicht der Handlungen bei den untersuchten Arten.

Ein Kreis bedeutet Fehlen, ein Kreuz Vorkommen einer Handlung bei einer einzelnen Art.

Abb. 2 wurde aus Abb. 1 erhalten, indem für je zwei Arten die Anzahl Handlungen ermittelt wurde, in welchen sie sich voneinander unterscheiden. Abb. 2 enthält somit das für die Problemstellung interessierende Zahlenmaterial.

A r t	subobscura	ambigua	bifasciata	obscuroides	helvetica	melanogaster	simulans	busckii	hydei		
subobscura										obscura-Gruppe	S o p h o p h o r a
ambigua	2										
bifasciata	5	5									
obscuroides	4	4	1								
helvetica	4	6	7	6							
melanogaster	8	8	7	8	6						
simulans	9	9	6	7	9	3				mel.Gr.	
busckii	13	11	10	11	9	7	10			Dorsilopha	
hydei	14	16	11	12	10	10	11	7		Drosophila	
	obscura-Gruppe					mel.Gr.		Dorsilopha	Drosophila	Unter- gattung	
	S o p h o p h o r a										

Abb. 2.

Anzahl Handlungen, worin sich je zwei Arten voneinander unterscheiden.

#### DISKUSSION.

Aus Abb. 2 wird ersichtlich, dass die ethologischen Unterschiede in Uebereinstimmung sind mit der von STURTEVANT (1942) gegebenen *Drosophila*-Systematik, und somit den morphologischen Unterschieden parallel laufen: Im Dreieck links oben ist die Anzahl Unterschiede zwischen je zwei Arten der *obscura*-Gruppe angegeben.



Vergleicht man diese mit der Anzahl Unterschiede zwischen zwei Arten, wovon die eine der *obscura*-Gruppe, die andere der *melanogaster*-Gruppe angehört (im Rechteck unterhalb), so ergibt sich deutlich, dass die letztere Anzahl im allgemeinen grösser ist. Noch viel grösser ist jedoch fast ausnahmslos die Anzahl Unterschiede zwischen zwei Arten, die verschiedenen Subgenera angehören, was sich aus den beiden untersten Reihen der Abb. 2 ergibt.

Indessen geht die Uebereinstimmung innerhalb der *obscura*-Gruppe noch weiter: *D. bifasciata* und *D. obscuroides* unterscheiden sich nur in einer Handlung, sind also ethologisch äusserst ähnlich. Dasselbe gilt aber auch inbezug auf ihre Morphologie, weshalb man sie systematisch sehr eng zusammenstellt. *D. helvetica* zeigt relativ viel Unterschiede zu den anderen Arten der *obscura*-Gruppe; nur zu *D. subobscura* besteht eine etwas grössere Aehnlichkeit. Auch dazu besteht eine morphologische Parallele, indem *D. helvetica* nach ihrer Morphologie in eine andere Untergruppe gehört als *D. subobscura*, *D. ambigua*, *D. bifasciata* und *D. obscuroides*.

Im Folgenden soll nun die Möglichkeit diskutiert werden, ob auch ohne vorherige Kenntniss der Sturtevantischen Gliederung, allein auf Grund der vorliegenden ethologischen Befunde ein System aufgestellt werden kann. Gelingt dies, dann sind die ethologischen Unterschiede nicht nur im allgemeinen mehr oder weniger parallel zu den morphologischen Unterschieden, sonder für sich selber systematisch brauchbar.

Wir versuchen also Gruppen von nahe verwandten Arten zu bilden, indem wir jene Arten zusammenstellen, die unter sich möglichst wenig Unterschiede aufweisen. Wir steigen dabei in der Anzahl Unterschiede sukzessive von 1 an aufwärts, wodurch sich die verschiedenen Arten nach abgestufter Aehnlichkeit zusammenreihen. Wählt man als willkürliche Grenze 4 Handlungsunterschiede, und hängt alle Arten zusammen, die sich in höchstens 4 Handlungen unterscheiden, so ergeben sich die folgenden Gruppen:

- I. hydei
  - II. busckii
  - III. melanogaster—simulans
  - IV. helvetica—subobscura—ambigua
- |  
 obscuroides—bifasciata  
 ↑

Innerhalb der so gebildeten Gruppe IV gibt es zwar Arten, die sich voneinander in mehr als 4 Handlungen unterscheiden, da das Kriterium von höchstens 4 Handlungsunterschieden nur längs der ausgezogenen Linien erfüllt ist. Die Anzahl Unterschiede zwischen

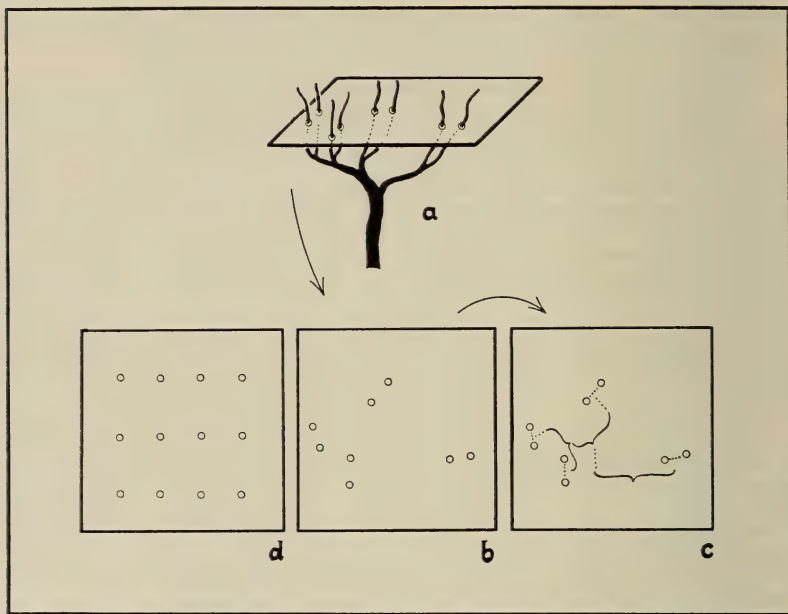


ABB. 3.

Problem: aus einem Stammbaumquerschnitt, der die gegenseitigen verwandtschaftlichen Abstände wiedergibt, die darunterliegenden Astgabeln zu rekonstruieren. *a*: „Stammbaum“ und Schnittebene mit Durchstoßpunkten. *Schnittebene*: heutiger Zustand der Evolution. *b*: Aufgabe. *c*: Lösung. *d*: Bei zu gleichmässiger Verteilung der Durchstoßpunkte ist das Problem unlösbar.

zwei Arten der Gruppe IV ist indes mit wenigen Ausnahmen deutlich kleiner als die Anzahl Unterschiede zwischen zwei Arten, von welchen nur die eine zu Gruppe IV gehört, während die andere den Gruppen I, II oder III entnommen wird; mit anderen Worten, die Arten der Gruppe IV sind unter sich ethologisch ähnlicher als zu den Arten der anderen Gruppen. Damit lässt sich jedoch — unabhängig von der willkürlich festgesetzten Grenze von 4 Handlungsunterschieden — die Abtrennung der Gruppe IV von den übrigen Arten rechtfertigen (siehe unten). Dieselbe Ueberlegung

gilt analog für Gruppe III. Diese beiden Gruppen entsprechen aber gerade der Gruppenbildung von STURTEVANT.

Bei Berücksichtigung von höchstens 6 Handlungsunterschieden zwischen zwei Arten ergibt sich eine Verknüpfung von Gruppe III

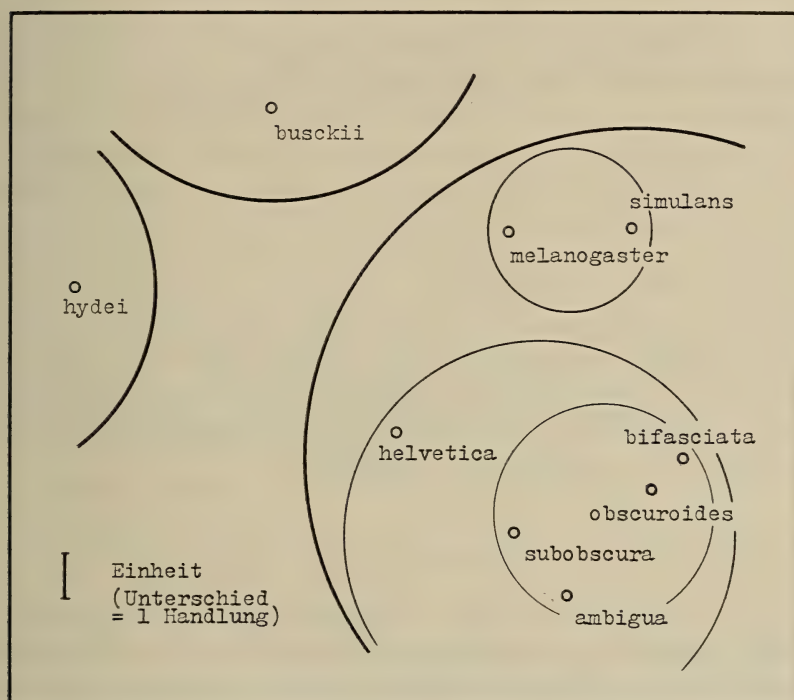


ABB. 4.

Schematischer Stammbaum-Querschnitt. Abstände proportional zur Anzahl Unterschiede (Handlungen) zwischen zwei Arten. Kreise: Systematische Gliederung nach STURTEVANT.

und IV über die „Brücke“ *D. melanogaster*—*D. helvetica*. In gleicher Weise wie oben lässt sich zeigen, dass diese Zusammenfassung von Gruppe III und IV auf näherer ethologischer Verwandtschaft beruht und daher unabhängig ist von der willkürlichen Grenze von 6 Handlungsunterschieden. Die so erhaltene Obergruppe ist aber identisch mit der Untergattung *Sophophora*.

Die Andeutung, dass sich die Abtrennung einer Gruppe rechtfertigen lasse, soll dahin verstanden werden, dass es sich beim systematischen Arbeiten primär nicht um die Setzung von Trenn-

strichen, sondern um die Auffindung der richtigen verwandtschaftlichen Abstände handelt. Erst in zweiter Linie stellt sich dann die Frage, ob man trennt und eine neue Gruppe einführen will. Dies ist meist Ermessenssache, und entspricht im wesentlichen der Aufgabe, aus einem „Zeitschnitt“ durch einen Stammbaum (Abb. 3) — speziell aus der Verteilung der Durchstosspunkte der Aeste in dieser Schnittfläche — die darunterliegenden Astgabeln zu rekonstruieren. Diese Aufgabe ist mitunter recht schwierig oder unmöglich. Oft erhält man indessen so deutlich gegliederte Stammbaumschnitte, dass die Gruppeneinteilung mühelos vor sich geht.

Für die untersuchten Arten ist in Abb. 4 ein solcher schematischer Stammbaumquerschnitt dargestellt. Die Abstände zweier Artpunkte wurden proportional zur Anzahl unterschiedlicher Handlungen gewählt, was weitgehend zerrungsfrei durchgeführt werden konnte<sup>1</sup>. Nur für *D. hydei* sind einige Abstände zu gross geworden. Zum Vergleich ist die Gliederung nach STURTEVANT mit Kreisen angedeutet. Die schöne Uebereinstimmung zwischen ethologischer und morphologischer Verwandtschaft zweier Arten kommt dadurch ganz besonders prägnant zum Ausdruck.

#### ZUSAMMENFASSUNG.

Es wurde anhand einiger Arten der Gattung *Drosophila* zu zeigen versucht, dass ethologische Merkmale zur Feststellung der gegenseitigen verwandtschaftlichen Abstände und damit zur systematischen Gliederung dieser Gattung in Untergattungen und Gruppen verwendet werden können.

#### LITERATUR

1941. LORENZ, K. *Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden*. Jour. für Ornith., 84: 194.  
 1946. MAYR, E. *Experiments on sex. isolation in Drosophila VII. The nature of the isolating mechanism between Drosophila pseudoobscura and D. persimilis*. Proc. Nat. Acad. Sci. 32, 128.

<sup>1</sup> Im allgemeinen wird dies zwar nicht erwartet werden dürfen, da man bei  $n$  Arten im  $(n - 1)$  dimensionalen Raum arbeiten müsste.



1947. SPIETH, H. T. *Sexual behavior and isolation in Drosophila I. The mating behavior of species of the willistonigroup*. Evolution, I, No. 1.
1949. SPIETH, H. T. *Sexual behavior and isolation in Drosophila II. The interspecific mating behavior of species of the willistonigroup*. Evolution III, No. 3.
1921. STURTEVANT, A. H. *The North American species of Drosophila*. Carnegie Institution of Washington, Publ. No. 301.
1942. STURTEVANT, A. H. *The classification of the Genus Drosophila*. University of Texas Publ. No. 4213.
- 

N<sup>o</sup> 29. **E. Aepli**, Zürich. — Die Chromosomenverhältnisse bei *Dendrocoelum infernale* (Steinmann). Ein Beitrag zur Polyploidie im Tierreich. (Mit 5 Abbildungen und 2 Tabellen.)

(Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.)<sup>1</sup>

Eine neue Fundstelle von *Dendrocoelum infernale* führte im Rahmen einer grösseren Untersuchung zur Abklärung der Chromosomenverhältnisse dieser seltenen, erst in wenigen Grundzügen bekannten Höhlentriclade. Die Fundstelle liegt 1270 m. ü. Meer an der Klausen-Pass-Strasse ob Linthal, einen Kilometer vor der Kantonsgrenze Glarus-Uri. Mit Ausnahme der ihr fehlenden Augen stimmt die äussere und innere makroskopische Anatomie des Infernale mit der ihr nahestehenden Form *Dendrocoelum lacteum* (Müller) überein.

Die Chromosomen wurden in Orcein-Essigsäure-Quetschpräparaten (Methode nach GEITLER 1934 — 2 gr. Orcein pro 100 ccm. 60%-ige Essigsäure) beobachtet. Für Dauerpräparate kam als Einschlussmittel Euparal zur Anwendung. Alle Untersuchungen über den Meiose-Ablauf beziehen sich auf spermatogoniale Teilungen, welche in den Hoden während des ganzen Jahres vorhanden sind. Somatische Teilungen ergeben sich 40—60 Stunden nach Abtrennung einer Körperpartie in den Regenerationsblastemen.





---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. H. STEINER bin ich für die Ueberlassung des Arbeitsthemas und seine stete Anteilnahme zu bestem Dank verpflichtet.

*Dendrocoelum infernale* besitzt in der diploiden Garnitur 32 gleichschenkl.-V-förmige Chromosomen mit medianer Insertion, die sich äusserlich nur durch ihre verschiedenen Längen unterscheiden. Anhand dieser Längenunterschiede, die vom grössten zum kleinsten Chromosom neben einem konstanten Verlauf drei sprunghafte Stufen aufweisen, kann das somatische Komplement in 4 Gruppen zu je 8 Chromosomen unterteilt werden. Die Deutungen der Beziehungen innerhalb des somatischen Genoms sind in Tabl. 1 zusammengefasst. Die gruppen-eigenen Längenunterschiede können sowohl primäre individuelle Charakteristika, als auch sekundäre Folgen der Präparation (verschiedene Wirkungen der Fixierungs- u. Konservierungsmedien) oder schliesslich, im Zusammenhang mit der Auswertung, geringfügige perspektivische Täuschungen darstellen.

TABELLE 1.

*Die diploide Chromosomengarnitur des Dendrocoelum infernale (Mitotische Metaphase).*

Chromosomen:	Chromosomengruppen:			
	I	II	III	IV
Nummern . . . . .	1-8	9-16	17-24	25-32
Bezeichnung . . . . .	A <sub>1</sub> -A <sub>4</sub> B <sub>1</sub> -B <sub>4</sub>	C <sub>1</sub> -C <sub>4</sub> D <sub>1</sub> -D <sub>4</sub>	E <sub>1</sub> -E <sub>4</sub> F <sub>1</sub> -F <sub>4</sub>	G <sub>1</sub> -G <sub>4</sub> H <sub>1</sub> -H <sub>4</sub>
^ Längen-Extreme . . .	10,5-8,4 $\mu$	7,0-6,3 $\mu$	5,9-5,2 $\mu$	4,0-2,9 $\mu$
* Spermatogoniale Hälfte	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> , B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> usw. bis H <sub>1</sub> H <sub>2</sub>			
* Oogoniale Hälfte . . .	A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> , B <sub>3</sub> B <sub>4</sub> usw. bis H <sub>3</sub> H <sub>4</sub>			
Homologe . . . . .	A <sub>1</sub> -A <sub>3</sub> , B <sub>2</sub> -B <sub>4</sub> , etc. = „intragenomiale Homologien“ ()			
Abbildungen . . . . .	A <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	E <sub>2</sub>	G <sub>1</sub>
Ein Chromosom pro Gruppe nach Präparat gez. Zur Darstellung „gestreckte“ Formen gewählt!				

Anmerkungen: ^ Resultate aus einem Metaphase-Satz.

\* Im hermaphroditischen System den Bezeichnungen „väterlich“ und „mütterlich“ vorgezogen.

() Vergl. „extragenomiale Homologien“ unten!

Zu Beginn der Meiose erscheinen die Chromosomen als lange, gespaltene dünne Fäden noch in diploider Anzahl. Ihre Enden sind in oder gegen ein Polfeld orientiert. Die so entstehenden, den Kernraum fast völlig ausfüllenden Bukette sind als Mischungen von Leptonemata, Zygonemata und Pachynemata typische Amphitänstadien in denen die Paarung der 32 Univalenten zu 16 Bivalenten sozusagen lückenlos verfolgt werden kann. Das häufige Auftreten

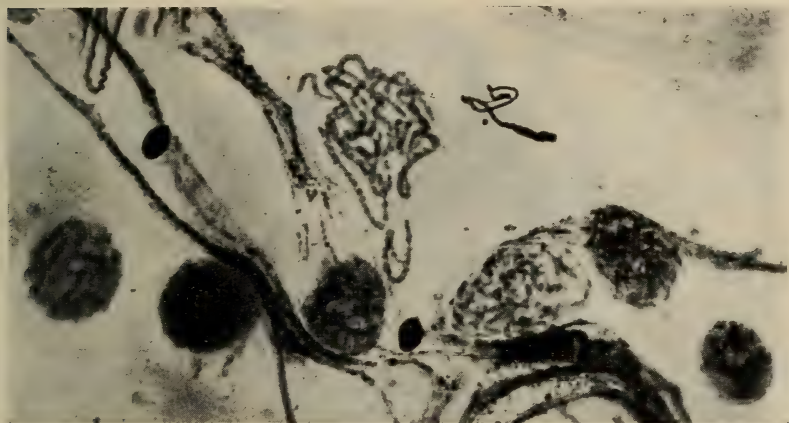


Abb. 1.

Pachytänstadium eines *D. infernale* (Bildmitte). Die Bukettanordnung der 16 Bivalenten (haploide Garnitur) durch die Präparation zerstört. Der äusserste Kern links in der Kernreihe (untere Bildhälfte) zeigt ein intaktes Bukett (Polfeld in der unteren Kernraumhälfte). OES-Quetschpräparat — Mikrophoto.

reiner Pachytän-Bukette weist auf eine allerdings rein äussere Ruhephase in diesem Stadium hin (Abb. 1), die offenbar neben der Herstellung der „tetradischen“ Ordnung dem ersten Austausch spermatogonaler und oogonaler Gengruppen dient. Der sichtbare Ausdruck dafür, die Chiasmata, treten erst mit der Auflösung des Buketts und Oeffnung der Tetraden auf ihrem Wege zur Kernwandung zu Tage. Damit ist das Diplotän-Stadium erreicht, von wo weg die Chiasmata und ihre Terminalisierung bis zur Anaphase die Erscheinungsform der Chromosomen im Wesentlichen bestimmen (Abb. 2 u. 3). Ihre optimale Länge als Diplonemata

erreicht, verkürzen sich die Chromosomen unter „Aufziehen“ (Terminalisieren) der Chiasmata in der Diakinese (Abb. 3), welches Stadium überdies durch Wiedereinbau des Matrixmaterials neben das Chromatin, Annehmen einer „glatten“ Oberfläche und zylindrischen Form, sowie Einlagerung der Garnitur in die Kernwandung charakterisiert wird. Die vielfältigen, chiasma-mechanisch bedingten Konfigurationen des Diplotän und der Diakinese uniformieren sich mit dem Einordnen in die Äquatorialplatte (Beginn

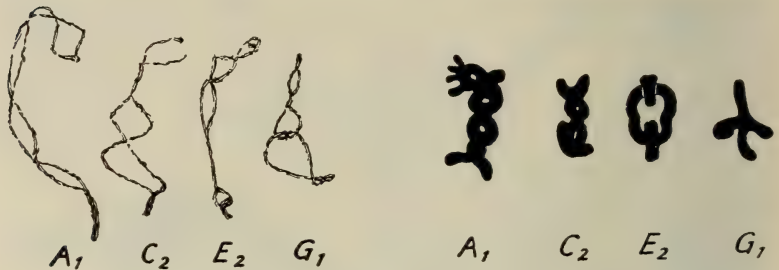


ABB. 2 u. 3.

Beispiele von Diplotän-(Abb. 2) und Diakinese-Stadien (Abb. 3) des *D. infernale*. Ein Chromosom pro Gruppe dargestellt. A<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, E<sub>2</sub>, G<sub>1</sub> Homologe auch zur Tabelle 1.

Nach OES-Quetschpräparat gezeichnet.

der Metaphase I) zu vier Gruppen mit je vier „kongruenten“ Metaphase-Tetraden (Abb. 4). Diese Tetradenformen des Metaphase-I-Stadiums bestätigen als Gruppencharakteristika die bis anhin nur mittelst der Längenunterschiede durchgeführte Chromosomen-gruppierung. Es bilden nämlich:

Die A-u. B-Chromosomen (Gruppe I) „grosse“, die E-u. F-Chromosomen (Gruppe III) „kleine“ Ringtetraden, die C- u. D-Chromosomen (Gruppe II) „grosse“, die G- u. H-Chromosomen (Gruppe IV) „kleine“ V-Tetraden. Alle „grossen“ Ringtetraden zeigen einseitig einen noch nicht terminalisierten Rest, der erst gegen das Ende der Anaphase-I die chiasmatische Bindung verliert. Die 2. Reifungsteilung folgt dem System einer gewöhnlichen Mitose.

Unter Vorbehalt der doppelten Chromosomenzahl ergibt ein Vergleich des chromosomalen Geschehens in den mitotischen und



meiotischen Teilungen bei *Dendrocoelum lacteum* (diploid 16, haploid 8 Chromosomen) eine weitgehende Übereinstimmung mit *Dendrocoelum infernale*. Die diploide Lacteum-Garnitur stellt die

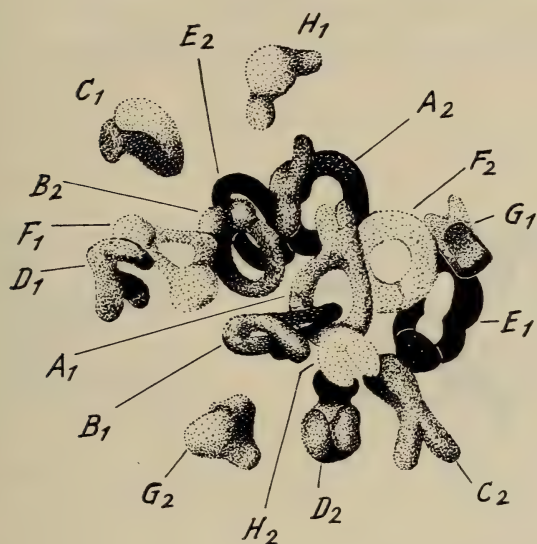


Abb. 4.

Metaphase-I-Stadium eines *D. infernale*.  $A_1A_2$  bis  $H_1H_2$  die 16 bivalenten Tetraden. Einzelne V-Tetraden bereits in Teilung.  
Nach OES-Quetschpräparat gezeichnet.

Kombination  $A_1, A_3$  bis  $H_1, H_3$  der Tabelle 1 dar, wobei  $A_1-H_1$  die spermatogoniale,  $A_3-H_3$  die oogoniale Hälfte bezeichnet. Von den untersuchten Stadien der haploiden Garnitur kann hier nur eine Metaphase-I-Ansicht (Abb. 5) wiedergegeben werden, die jedoch deutlich die weitgehende Kongruenz der Metaphase-Konfigurationen der beiden Dendrocoeliden manifestiert. Vor allem stützt auch die in den meiotischen Prophasen ähnliche, in der Metaphase gleiche Chiasmatypie der beiden Chromosomengarnituren die Ansicht, dass das *Dendrocoelum infernale* ( $2n = 32, n = 16$ ) die tetraploide Form des *Dendrocoelum lacteum* ( $2n = 16, n = 8$ ) ist und einen Fall reiner Autopolyploidie darstellt.

Das Verhalten der Chromosomen ergibt die Genom-Konstitutionsformeln

A B	C D	E F	G H	für Keimzellen <i>Lacteum</i> ,
AA BB	CC DD	EE FF	GG HH	für Keimzellen <i>Infernale</i> ,
AA BB	CC DD	EE FF	GG HH	für Somazellen <i>Lacteum</i> ,
AAAA BBBB	CCCC DDDD	EEEE FFFF	GGGG HHHH	für Somazellen <i>Infernale</i> ,

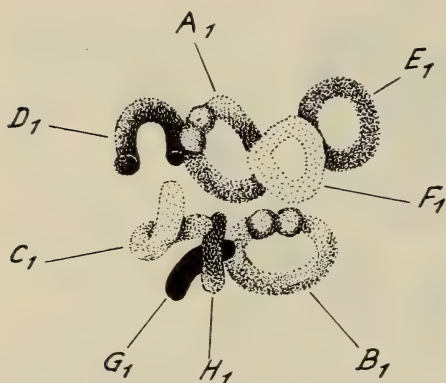


ABB. 5.

Metaphase-I-Stadium eines *D. lacteum*. A<sub>1</sub> bis H<sub>1</sub> die 8 bivalenten Tetraden. Vgl. vor allem die „Kongruenz“ der „grossen“ Ringtetraden A<sub>1</sub>, B<sub>1</sub> mit A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> resp. B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> der Abb. 4. Nach OES-Quetschpräparat gezeichnet.

die bei einem individuell normalen Kernphasenwechsel zeigen, dass das Soma-Genom des *Lacteum*, abgesehen von noch nicht erfassbaren Differenzen im Genverband, dem Keimzellen-Genom des *Infernale* entspricht. Die Tatsache, wonach in beiden Polyploidie-stufen nur 4 verschiedene Metaphase-Konfigurationen auftreten, legt die Vermutung für je einen gemeinsamen Ursprung der Chromosomenpaare AB, CD, EF, GH nahe. Unter diesen Voraussetzungen lässt sich das Genom der „*Lacteum*-Stufe“ nochmals in zwei lebens- und fortpflanzungsfähige Hälften (Zwei „*Triclade*-Individuen“ zu  $2n = 8$ ,  $n = 4$  Chromosomen) unterteilen, womit die, vorläufig theoretische, Basis unseres Polyploidiefalles erreicht wäre. Rein zahlenmässig weisen *Paravortex gemellipara* und *Opisthomum* sp. diese Basiskonstitution auf (RUEBUSH 1938). Die genannten Genom-Konstitutions-Formeln enthalten doppelte Homologie-Beziehungen, nämlich solche innerhalb ein und desselben Genoms (intragenomiale Homologie-Beziehungen) und solche zum Genom der

andern Spezies (extragenomiale Homologie-Beziehungen). Extragenomiale Homologie-Beziehungen können nur durch Bivalente dargestellt werden die im eigenen somatischen Genom durch ihre Anzahl die Stufe der Polyploidie anzeigen und in speziesfremden Genomen bis zur Polyploidie-Basis (Haploidzahl) verfolgt werden können. Weist ein Genom lauter Bivalente mit extragenomialen Homologie-Beziehungen auf, so liegt der reinste Fall der Autopolyploidie vor.

TABELLE 2.

*Zusammenstellung einiger phänotypischer Merkmale von Dendrocoelum lacteum und D. infernale.*

Vergleiche	Lacteum	Infernale	Bemerkungen bez. Infernale
<b>I. Anatomische:</b>			
Kern-u. Zellvolumina, allg. . .	4	3	Kern-Plasma Relation bleibt.
Ovarien . . . . .	4	4	Wie <i>Artemiasal.</i> (STELLA 1945).
Gewebedicke, Epithelien . .	4	4	Zellen abgeplattet zugunsten Funktion wie bei Salamander (FANKHAUSER 1945).
Endothelien. . .	4	4	Gigas nur bis Zellstufe.
Organgrösse . . . . .	4	4	Aus weniger Zellen gebaut.
Körpergrösse u.-Volumen . .	4	4	
<b>II. Oekologische u. Physiologische:</b>			
Wohnwassertemperatur °C .	3-24	5-7	Kaltwasserform in alpinem Biotop.
*Vorzugstemperatur °C . . .	17	6	
Tötliche Schocktemperat. über Vorzugstemp. °C. . . . .	13	16	Höhere Widerstandsfähigkeit.
Absterben in stark verd. Alkohol (0,75%) nach Tagen .	1-2	10	Höhere Widerstandsfähigkeit.
<b>III. Doppelsinnig gesteigerte Gen-Effekte: ^</b>			
Wimperkleid der Epidermis .	nur ventral	ventral u. dorsal	
Anzahl Rhammiten in der Epidermis . . . . .			Um ein Mehrfaches gesteigert.

Anmerkungen: \* Sinngemäss nach HERTER (1941) definiert.

^ Weitaus häufiger sind Beispiele, wo die tetraploid-dosierten Infernale-Gene „nur“ den Effekt der entsprechenden diploid-dosierten Lacteum-Gene zeitigen (Vgl. Abschnitt I der Tab. 2).

VANDEL (1937), RUEBUSH (1938) und WHITE (1940) haben theoretisch die Möglichkeit polyploider Rassen- oder Speziesbildung für Hermaphroditen, speziell für Turbellarien vorausgesagt. VANDEL (1937) kommt auf die Basiszahl  $2n = 4$ ,  $n = 2$  für die Rhabdo-coelen, bemerkt aber, dass dieselbe bei den Tricladen (höher entwickelte Turbellarien)  $2n = 16$ ,  $n = 8$  beträgt. Der Fall *Infernale-Lacteum* bestätigt als erstes Beispiel die Ansichten der eben genannten Autoren. Weitere Untersuchungen werden vielleicht den hier beschriebenen Anfang eines „Chromosomenschlüssels“ der Tricladen ausbauen.

Abschliessend sind in einer Tabelle 2 einige phänotypische Vergleiche der beiden *Dendrocoeliden* zusammengestellt.

Die Phänotypie von *Dendrocoelum infernale* folgt der Ansicht VANDEL's (1937), dass Polyploidie in fast allen Fällen die Evolution und Spezialisierung einer Individuen-Gruppe in sich schliesst.

#### LITERATUR

1951. AEPPLI, E. *Natürliche Polyploidie bei den Planarien Dendrocoelum lacteum (Müller) und Dendrocoelum infernale (Steinmann)*. Erscheint 1951 in Zeitschr. f. Ind. Abstamm.- und. Vererb. Lehre.
1945. FANKHAUSER, G. *Maintenance of normal structure in heteroploid Salamander larvae, through compensation of changes in cell size by adjustment of cell number and cell shape*. J. Exp. Zool. 100.
1934. GEITLER, L. *Grundriss der Cytologie*. Berlin.
1941. HERTER, K. *Die Vorzugstemperaturen bei Landtieren*. Naturwissenschaften, 29.
1938. RUEBUSH, T. K. *A comparative study of Turbellarian chromosomes*. Zool. Anzeiger, 122.
1913. STEINMANN, P. *Die Strudelwürmer* (St. u. BRESSLAU). Monographien einh. Tiere, 5.
1933. STELLA, E. *Phaenotypical characteristics and geographical distribution of several biotypes of Artemia salina L.* Zeitschr. Ind. Abstamm. und Vererb. Lehre, 65.
1937. VANDEL, A. *Chromosome number, polyploidy and sex in the animal kingdom*. Proc. Zool. Soc. London (Ser. A), 107.
1940. WHITE, M. J. D. *Evidence for Polyploidy in hermaphrodite groups of animals*. Nature, London, 146.



N<sup>o</sup> 30. **Ruth Lotmar**, Zürich. — Die Wirkung von Ultraschall auf verschiedene Entwicklungsstadien von *Drosophila melanogaster*.

Verpuppungsreife Larven, Vorpuppen und Puppen mit roten Augen wurden mit Ultraschall verschiedener Intensität (0,1 — 5 Watt/cm<sup>2</sup>) behandelt (Frequenz 800.000 Hz) und die Absterberate der Versuchstiere festgestellt. Diese ist abhängig sowohl von der Watt-Leistung wie auch von der Beschallungsdauer. Die älteren Puppen sind verhältnismässig resistent gegen Ultraschall, während sich die Vorpuppen und besonders die verpuppungsreifen Larven als empfindlich erwiesen. Für jedes der drei untersuchten Altersstadien konnte eine untere Grenze festgelegt werden, d. h. eine bestimmte schwache Watt-Leistung, bei der trotz langer (theoretisch unendlich langer) Beschallung keine Abtötung mehr hervorgerufen werden kann. Ebenso gibt es für jedes Stadium eine obere Grenze, d. h. eine bestimmte höhere Watt-Leistung, bei der nach Beschallung von nur 1 Sekunde oder kürzer (theoretisch unendlich kurzer Zeit), 100% der Versuchstiere abgetötet werden. — Die nach Ultraschallbehandlung abgetöteten Individuen können in zwei Gruppen eingeteilt werden: Die einen Tiere sterben unmittelbar oder wenige Stunden nach der Beschallung, während die anderen erst einige Tage später in schlüpfreifem Stadium zugrunde gehen. Ausschlaggebend für die Häufigkeit der einen oder anderen Absterbeart ist in erster Linie die Watt-Leistung. Mit steigender Intensität nimmt der Prozentanteil der unmittelbar oder kurze Zeit nach der Behandlung absterbenden Tiere zu.

(Vorläufige mittielung.)

N<sup>o</sup> 31. **H. Gloor**, Zürich. — Kältepolyploidie in Ganglienzellen von *Drosophila hydei*.  
(Mit 1 Textabbildung.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Als geeignetste Methode zur experimentellen Erzeugung von Polyploidie bei Tieren hat sich die Kältebehandlung erwiesen. Erfolgreich war die Behandlung von Eiern mit Kälteschock zunächst bei Amphibien, dann auch bei Säugetieren. BAUER<sup>1</sup> hat gezeigt, dass auch bei *Drosophila*-Eiern durch Kälteschock Polyploidie ausgelöst werden kann.

Die vorliegenden Versuche wurden an nahezu verpuppungsreifen Larven von *Drosophila hydei* ausgeführt. Die Larven wurden dabei aus der normalen Zuchttemperatur von 25° für ca. 10 Tage in eine Temperatur von 10° gebracht. Da eine solche Temperatur im Rahmen der normalen Umweltbedingungen liegt, wären von einer derart milden Kälteeinwirkung kaum irgendwelche Effekte zu erwarten. Trotzdem ergab sich bei der Präparation von Gehirnganglien nach der Orcein-Essigsäure-Methode, dass ein Teil der Larvengehirne neben normalen Mitosen auch zahlreiche Mitosen mit vermehrter Chromosomenzahl enthielt (Abb. 1). In einem einzelnen Fall wurden beispielsweise 276 diploide und 293 polypleide Mitosen gezählt. Der Extremfall war bisher eine Ganglienzellmitose mit ca. 11-pleider Chromosomenzahl. In Präparaten von über 100 Kontroll-Larven war dagegen keine einzige polypleide Mitose zu finden.

Zur Kontrolle wurden die gleichen Versuche mit einem andern Stamm derselben Art durchgeführt. Dabei ergab sich, dass nur der eine der beiden Wildstämme (*D. hydei* Marokko) auf Kältebehandlung mit Polyploidisierung reagiert, der andere aber (*D. hydei*, Zürich) völlig normal bleibt. Es ist also zu vermuten, dass es sich

---

<sup>1</sup> 1946, *Zeit. Naturforsch.* 1, 35-38.

um eine genotypische Eigentümlichkeit des Marokko-Stammes handelt. Dieser Befund ist zu vergleichen mit einem von BEATTY und

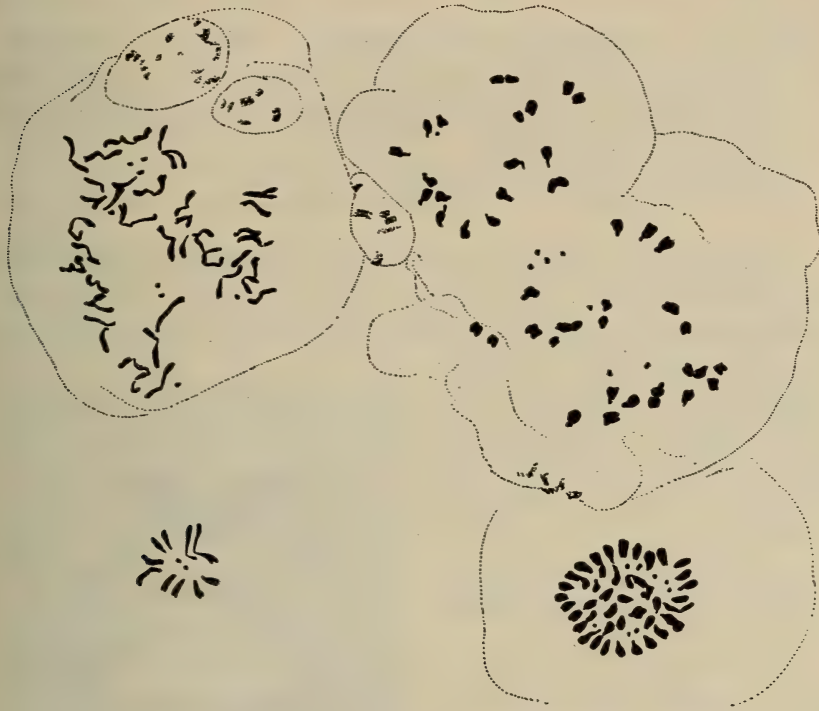


ABB. 1.

Drei polyploide (ca.  $8n$ ) Mitosen in Ganglienzellen von *D. hydei* Marokko nach Kältebehandlung. Zum Vergleich unten links normale diploide Metaphase. Quetschpräparat, Orcein-Essigsäure.

FISCHBERG<sup>1</sup> festgestellten Fall von genetisch bedingter Neigung zu Polyploidie bei der Maus, jedoch tritt bei dem betreffenden Stamm die Vermehrung der Chromosomenzahl spontan auf.

<sup>1</sup> 1951, *J. of Genetics* 50, 345-359.

N<sup>o</sup> 32. **P. S. Chen** and **F. Baltzer**,<sup>1</sup> Bern. — Investigations on the determination of the adhesive glands in *Bombinator pachypus* (xenoplastic transplantations). (With 9 figures in text.)

(Zoologisches Institut, Universität Bern.)

The adhesive glands in *Bombinator* larvae begin to differentiate in the neural plate stage. They consist of a pair of flat ovoid-shaped discs situated on the ventral side of the head region posterior to the mouth (Fig. 1). Histologically each disc contains an outer layer of cylindrical secretion cells and an inner thin layer of ordinary epidermal cells (Fig. 2).

YAMADA (1933) studied the determination of these glands

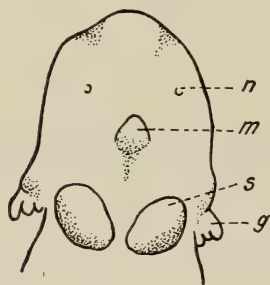


FIG. 1.

The normal location of suckers in a young *Bombinator* larva (approx. POLLISTER and MOORE stage 20), g, gill; m, mouth; n, nostril; s, sucker.  $\times 12$ .

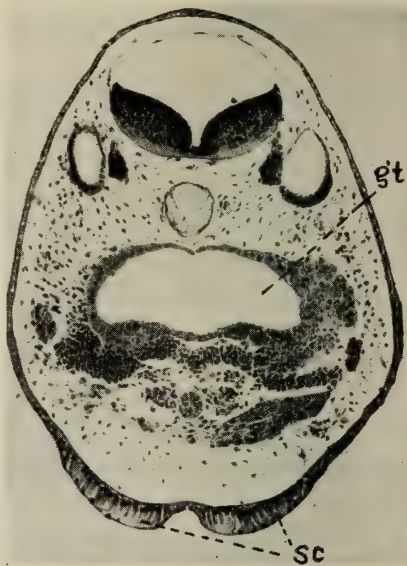


FIG. 2.

Cross section through the sucker region of a *Bombinator* larva (POLLISTER and MOORE stage 21), showing the differentiation of secretion cells (sc.), gt, gut.  $\times 50$ .

<sup>1</sup> The two authors are very grateful for a grant provided by the Foundation Dr. J. de Giacomi of the Swiss Society of Natural Sciences.



during gastrulation in *Rana nigromaculata* by methods of isolation (interplantation of gastrula ectoderm into the larval body-cavity of the same species) and homoplastic heterotopic transplantation of the presumptive sucker area into the trunk. According to him the determination of the sucker began during gastrulation and became settled in the young neurula. If the material was taken from old gastrula, the implants in the trunk region produced suckers. However if he used young gastrula ectoderm for transplantation, the formation of sucker was not observed. Similar conclusions were reached by him in a later experiment of explantation (YAMADA 1938).

A more definite localization of the sucker area during gastrulation and neurulation was not considered closely by him. The following experiments are dealing with this point which concerns at the same time the problem of homology between the sucker of *Anura* and the balancer of *Urodele* larvae (F. BALTZER and P. S. CHEN 1951). Bombinator material was transplanted into *Triton* hosts. In all experiments the observations on the living material were completed by the examination of sectioned embryos.

#### I. TRANSPLANTATION IN NEURULA STAGE.

##### A. Head epidermis from *Bombinator* neurula into *Triton* neurula.

A piece of epidermis from the rostro-lateral head region of a *Bombinator* neurula was transplanted orthotopically into the cor-

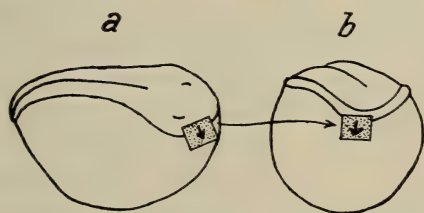


FIG. 3.

Orthotopic transplantation of head epidermis from a young *Bombinator* neurula (a) to a *Triton* neurula (b). In the neural fold area the transplant involved only the covering epidermis.

responding area of a *Triton* neurula. The operation sketch is given in Fig. 3. The larvae were cultured for 2-4 days.

In 22 out of 28 cases suckers were formed, all of which were however smaller than normal ones. In the majority of cases they were located at the posterior-ventral edge of the implant (Fig. 4).

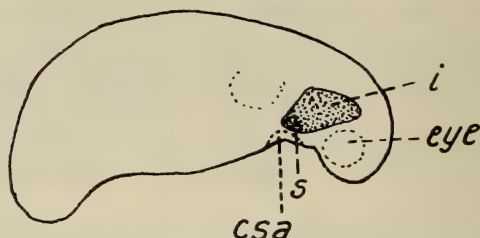


FIG. 4.

The development of sucker at the posterior-ventral edge of orthotopically transplanted head epidermis, 2 days after operation stage. The area indicates that the orientation of the transplant has been maintained. (Protocol XIV, 6). csa, corresponding sucker area of a *Bombinator* larva; i, implant; s, sucker.

In sections the suckers showed normal differentiation of secretion cells. In Fig. 5 the locations of 18 suckers in the *Triton* hosts are summarized. Each point represents the sucker in one experiment.

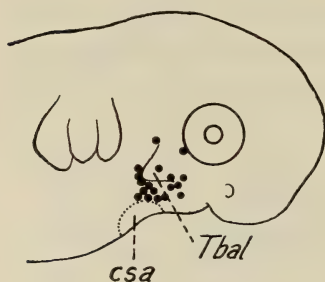


FIG. 5.

A topographical summary of the location of suckers developed in *Triton* hosts (orthotopic transplantations). All points are smaller than the actual sucker size. The dotted line indicates the corresponding sucker area of a *Bombinator* larva (csa). Tbal, *Triton* balancer.

The majority of them were situated lateral to and outside of the area (csa) where the sucker in *Bombinator* normally appears.

In 12 donors the development of the sucker on the operation side was followed. It was found that the suckers were abnormally small, and that always the lateral part of this organ was lacking. Thus we have to conclude: Firstly, these sucker was completely determined in the young neurula stage at the time of operation. But the transplant did contain only a part of the anlage, and the remainder was left in the donor. Secondly, the presumptive sucker area covers the lateral field of the

head and extends more dorsally than the sucker formed later. Thirdly, the partial glands, as reported by YAMADA, were unable to regulate the missing part.

In the 6 negative cases the transplants apparently did not include the presumptive sucker area.

B. *Head epidermis from Bombinator neurula into Triton neurula, with the implant turned 180°.*

In 7 out of 9 cases a sucker was formed at the dorsal edge of the implant. Two cases remained doubtful. In all cases the size of the sucker was again abnormally small. The results of experiments A and B are as follows: They confirm, in agreement with YAMADA, that the sucker is definitely determined and localized in the young neurula; and further, that its field in this stage extends in a latero-dorsal direction.

C. *Head epidermis from Bombinator neurula into the trunk region of Triton neurula.*

The rostro-lateral head epidermis from a *Bombinator* neurula was transplanted heterotopically into the trunk region of a *Triton* neurula. In 8 cases distinct suckers developed. An analysis of the development of suckers in donors showed that in all these 8 cases the *Bombinator* larvae had abnormally small suckers on the operation side.

D. *Trunk epidermis from Bombinator neurula into the head region of Triton neurula.*

In these experiments it was an expected result that the sucker did not appear. The results of C and D correspond to similar heterotopic but homoplastic experiments of YAMADA.

## II. TRANSPLANTATION FROM BOMBINATOR GASTRULA INTO TRITON NEURULA.

A. *Gastrula ectoderm from Bombinator into the head region of Triton neurula.*

The operation sketch is shown in Figs. 6 *a* and *b*. The transplant consisted of only the outer layers of the gastrula ectoderm. It was

taken from the presumptive anterior belly area. The *Triton* larvae were cultured for a period of 5-7 days. In the majority of cases a large part of the transplant differentiated into epidermis,

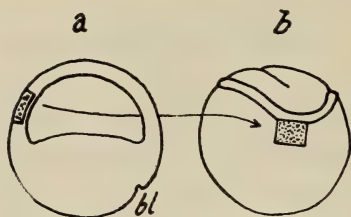


FIG. 6.

A piece of *Bombinator* ventral gastrula-ectoderm (a) was transplanted into the rostralateral head region of a *Triton* neurula (b). bl, blastopore.

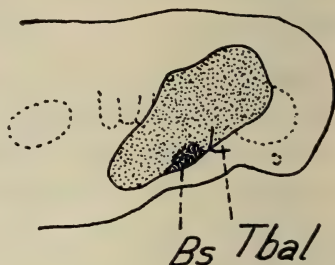


FIG. 7.

A case 5 days after operation, sketch from living larva. Bs, *Bombinator* sucker; Tbal, chimeric *Triton* balancer. (Prot. LXX, 1.)

and a smaller part of it migrated into the interior of the host as visceral mesectoderm material (compare HOLTFRETER 1933). Among the 20 experiments distinct suckers were formed in 12 cases, all of which had a location again at the ventral edge of the

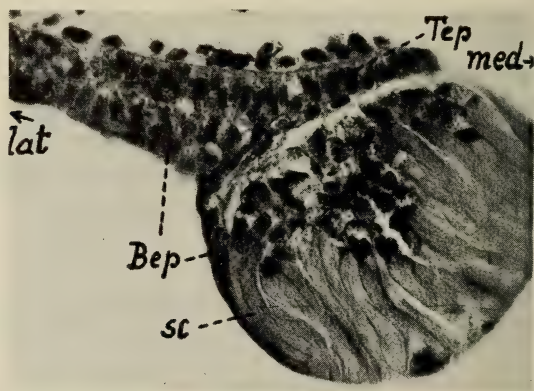


FIG. 8.

*Bombinator* epidermis with sucker at its ventral edge (Protocol XVIII 1 T). Bep, epidermal layer from *Bombinator*; lat, lateral; med, medial; sc, secretion cells; Tep, epidermal layer from *Triton*.  $\times 160$ .



implant area as in groupe I A. In the remaining 8 cases the formation of this organ was either doubtful or not observed.

Figs. 7 represents an outside view of a living larva 5 days after operation. Fig. 8 shows the histological differentiation of the sucker which is normal. A topographical summary similar to that given in Fig. 5 is presented in Fig. 9 for group II A. All suckers were located at the lateral side in the head region of the *Triton* host, and again outside of the area where they in *Bombinator* normally appear. Two similar cases with lateral but more posterior locations have been observed by HOLTFRETER (1935, p. 475).



FIG. 9.

A topographical summary of sucker locations in *Triton* hosts (*Bombinator* gastrula ectoderm into *Triton* neurula). Indications same as in Fig. 5.

#### B. *Gastrula ectoderm from Bombinator into trunk region of Triton neurula.*

The transplant was taken from the gastrula in the same way as in section II A, except in the present case it was grafted into the trunk region. About 4 days later in most cases the transplant was found to be located in a region posterior-ventral to the anterior limb bud. In all 14 experiments no sucker formation was observed. The negative results have been confirmed by the study of sectioned embryos.

The results of experiments II A and B are as follows: They extend the famous findings of SPEMANN and SCHOTTÉ (1932). These authors transplanted ectoderm of anuran gastrula into *Triton* gastrula, and sucker developed in the transplant. The present study showed that the same happened when *Bombinator* gastrula ectoderm was transplanted into *Triton* neurula. Thus the determination, which in *Bombinator* is provided at the gastrulation period, can be furnished in the xenoplastic experiment during the neurulation of the *Triton* host as well. Furthermore, section II B confirm the findings of YAMADA, according to whom the sucker determination is still absent in the ectoderm of the young gastrula.

## III. EXPERIMENTS ON EXOGASTRULATION.

SPEMANN and SCHOTTÉ could not give any indication about the inductor itself. YAMADA (1938) concluded from his own experiments that the anterior end of the neural plate and the head gut were the two main inducing factors. HOLTFRETER (1935) assumed the presence of an induction center posterior to the mouth and the extension of the induction process in the form of a gradient from this center to the dorsal side. WAGNER (1949) was in favour of at least a partial determination by the mesectoderm of the mandibular arch. The following experiments on exogastrulae deal with this question.

*Bombinator* embryos in middle or late blastula stage were carefully removed from the egg membrane, and cultured further in either HOLTFRETER- or 0,35% NaCl solution. In total 23 blastulae were treated and kept in the above mentioned solutions for 2-7 days before they were fixed. Embryos of the same age but retaining the egg membranes served as controls.

The development of suckers in the treated larvae varied extremely, ranging from cases with almost normal suckers to those in which the formation of sucker was entirely absent. No correlation can be seen between the degree of exogastrulation and sucker differentiation. Thus our material so far shows only one fact, i. e. that exogastrulation is in many cases correlated to abnormal sucker formation. Meanwhile the development of gut and brain in these larvae is usually abnormal. But whether gut or brain abnormality is more involved with sucker formation till now cannot be made out.

## REFERENCES

1951. BALTZER, F. and CHEN, P. S. *Chimärische Haftfäden bei Triton-Unkenchimären*. *Experientia*, Vol. VII.  
1933. HOLTFRETER, J. *Der Einfluss von Wirtsalter und verschiedenen Organbezirken auf die Differenzierung von angelagerten Gastrula-Ektoderm*. *Roux Arch.*, 127.  
1935. — *Ueber das Verhalten von Anurenektoderm in Urodelenkeimen*. *Roux Arch.*, 1933.

1937. POLLISTER, A. W. and MOORE, J. A. *Tables for the normal development of Rana sylvatica*. Anat. Rec., 68.
  1932. SPEMANN, H. und SCHOTTÉ, O. *Ueber xenoplastische Transplantation als Mittel zur Analyse der embryonalen Induktion*. Naturw., 20.
  1949. WAGNER, G. *Die Bedeutung der Neuralleiste für die Kopfgestaltung der Amphibienlarve. Untersuchungen an Chimären von Triton und Bombinator*. Rev. suisse Zool., 56.
  1933. YAMADA, T. *Ueber die Determination der Haftdrüsen bei Rana nigromaculata*. J. Facult. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 4/2.
  1938. — *Weitere Analyse der Determination der Haftdrüse bei Rana nigromaculata*. J. Facult. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 5/1.
- 

Nº 33. **Robert Schenk**, Zürich. — Ueber Defektoperationen an der dorsalen Urmundlippe junger Gastrulae von *Triton alpestris*. Mit 5 Abbildungen im Text.

(Anatomisches Institut der Universität, Zürich).

Defektoperationen an der dorsalen Urmundlippe von Amphibiengastrulae wurden schon von verschiedenen Autoren ausgeführt. Diese Region der Gastrula, die sich vom Urmundgrübchen fächerartig in der Richtung gegen den animalen Pol ausdehnt, nimmt bei der Ausbildung der embryonalen Grundgestalt eine Sonderstellung ein. Aus ihr entsteht während der Gastrulation das Urdarmdach, aus welchem sich die Achsenorgane des Embryo herleiten. Gleichzeitig induziert dieses Material in dem darüberliegenden Ectoderm die Medullarplatte. Werden während der Gastrulation Teile der dorsalen Urmundlippe entfernt, dann treten im Urdarmdach Ausfälle auf, die meistens von entsprechenden Defekten in der Medullarplatte begleitet sind (LEHMANN 1926, 1928, 1938, TÖNDURY 1937, SHEN 1938). Wird diese Operation zu Beginn der Gastrulation ausgeführt, dann werden hauptsächlich die Kopforgane betroffen, und es kommt zur Entwicklung von Keimen, die eine mehr oder weniger ausgeprägte Mikrocephalie erkennen lassen. Daneben zeigen aber gerade die vorderen Ab-



schnitte des Urdarmdaches, wie u. a. TÖNDURY (1937) gezeigt hat, eine erstaunliche Fähigkeit, durch Regulation den Ausfall zu kompensieren. Die Annahme, dass zwischen der Grösse des gesetzten Defekts und dem Grad der Störung eine Beziehung besteht, ist naheliegend, und wir haben uns die Aufgabe gestellt, diese Frage experimentell zu prüfen.

Die Versuche wurden an Keimen von *Triton alpestris* ausgeführt. Bei der Wahl der Defekte stützten wir uns auf den 1942 von PASTEELS modifizierten VOGT'schen Anlageplan. Um vergleichbare Resultate zu erhalten, musste das Operationsstadium genau festgelegt werden. Da es an der äusseren Form des Urmundes unmöglich abzuschätzen ist, wieviel Randzonenmaterial bereits invaginiert ist, wurde der Eingriff an ganz jungen Gastrulae ausgeführt, bei denen die Urmundfurche eben sichtbar war. Dieses Stadium bietet Gewähr dafür, dass alles Material noch in der Keimoberfläche ausgebreitet ist, und die Ausdehnung des Defekts genau beurteilt werden kann. Zur Bestimmung der Defektgrösse wurde in die binoculare Lupe ein graviertes Quadratnetz eingebaut. Vor der Operation wurde der Durchmesser der Gastrula gemessen, dann wurden durch Einstiche mit einer Platindrahtnadel die Eckpunkte des gewünschten Defekts markiert und das Material anschliessend mit Platinnadel und Oese entfernt. Die Wunde schloss sich in den meisten Fällen durch konzentrisches Zusammenziehen der Wundränder innert 30—60 min., und die Gastrulation konnte zu Ende geführt werden. Wurde bei der Operation die Urmundfurche stehen gelassen, und nur Material aus der dorsalen Urmundlippe entfernt, so trat häufig eine Störung der Gastrulationsbewegungen ein, die zur Ausbildung von Spina bifida — Keimen führte.

Die mikrocephalen Keime wurden nach ihrem Reduktionsgrad in drei Klassen eingeteilt. Bei der geringgradigen Mikrocephalie sind nur die rostralsten Teile des Kopfes und des Gehirns zu klein angelegt. Die mittelgradige Mikrocephalie zeichnet sich durch eine stärkere Reduktion der vorderen Kopfabchnitte aus, die aber auf das Vorder- und Zwischenhirn, das sog. *Archencephalon*, beschränkt bleibt. In dieser Gruppe figurieren Keime, die u. a. die als Synophthalmie und Cyclopie bekannten Missbildungen aufweisen. Eine hochgradige Mikrocephalie zeigt auch in den mesencephalen und rhombencephalen Hirnabschnitten, dem sog. *Deu-*



terencephalon Defekte, die zu der charakteristischen Otokephalie führen.

An Hand einiger Abbildungen sollen die wichtigsten Defekt-

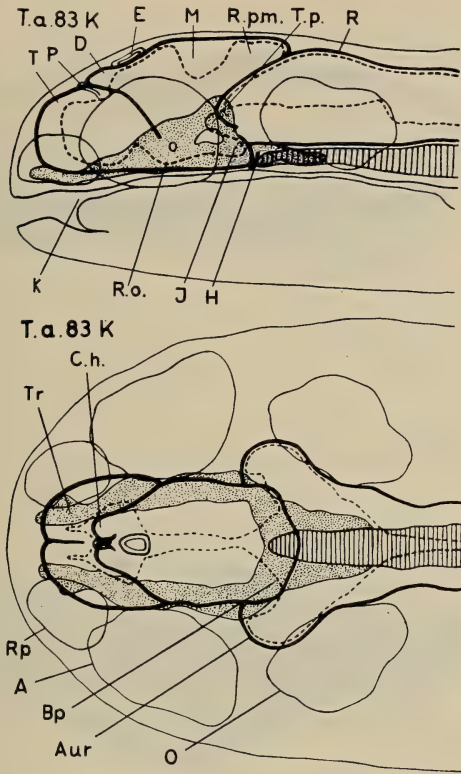


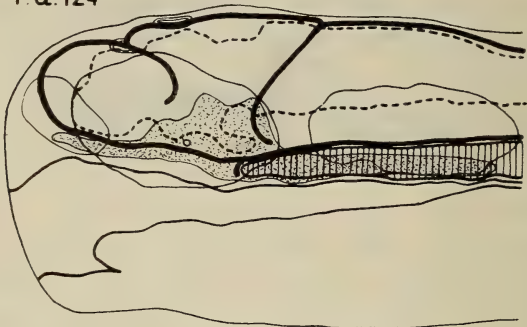
ABB. 1.

Sagittal- und Frontalrekonstruktion eines Normalkeims T. a. 83 K. Gehirn = dicke Linie, Ventrikel = gestrichelt, Sinnesorgane = dünne Linie, Knorpelige Anteile des Neurocranium punktiert, Chorda schraffiert. Abkürzungen: A Auge, Aur Auricel, Bp Basalplatte, C. h. Corpora habenulae, D Diencephalon, E Epiphyse, H Hypophyse, J Infundibulum, K Kopfdarm, M Mesencephalon, O Ohrbläschen, P Paraphyse, R Rhombencephalon, R. o. Recessus opticus, Rp Riechplakode, R. p. m. Recessus posterior mesencephali, T Telencephalon, T. p. Tuberculum posterius, Tr Trabekel.

typen kurz beschrieben werden. Zur Darstellung wurden die Kopforgane in der Projektion auf die Sagittal- und die Frontalebene rekonstruiert. Abb. 1 gibt einen Normalkeim wieder, der parallel

zu den operierten Keimen aufgezogen und fixiert wurde. Die Abgrenzung der einzelnen Hirnabschnitte bietet mit Ausnahme der dorsalen Grenze zwischen Di- und Mesencephalon keine Schwierigkeiten. Diese liegt etwas caudal von der Epiphyse und

T. a. 124



T. a. 124

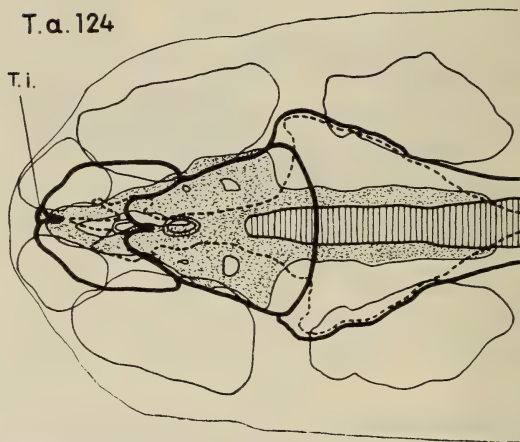


ABB. 2.

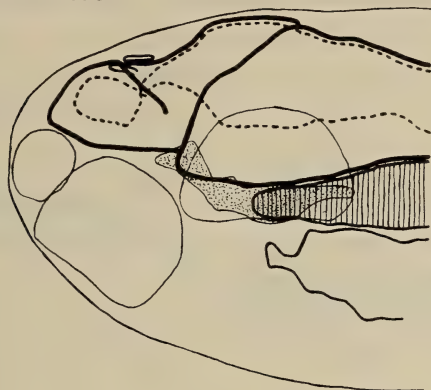
Rekonstruktionen eines geringgradig mikrocephalen Keims T. a. 124.  
T. i. T. e lencephalon impar, Darstellung wie Abb. 1.

wird auf den Querschnitten durch die Commissura posterior markiert. Das Neurocranium, das sich zum grössten Teil aus dem Material des Urdarmdaches herleitet, besteht im archencephalen Bereich aus den Trabekeln und dem rostralen Teil der Basalplatte, während das Deuterenkephalon vom caudalen Abschnitt der Basal-

platte und der Chorda unterlagert wird. Weitere Einzelheiten sind aus der Abbildung und dem Begleittext ersichtlich.

Eine geringgradige Mikrocephalie wurde bei T. a. 124 gefunden (Abb. 2). Die Reduktion ist auf die rostralsten Kopfabschnitte

T.a.133



T.a.133

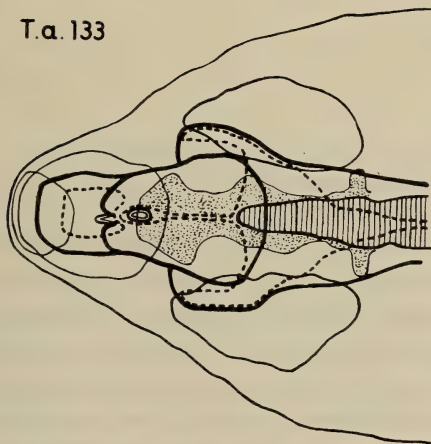


ABB. 3.

Rekonstruktionen eines Keims mit cyclopischem Defekt (T. a. 133)  
Vgl. Text und Abb. 1

beschränkt. Die Hemisphären sind verkleinert, ventral schiebt sich das Telencephalon impar über ihre rostralen Enden nach vorn. Die Ausbildung der Ventrikel stimmt mit dieser Topographie überein. Der unpaare Ventrikel des Telencephalon reicht am weitesten rostralwärts, die Seitenventrikel beginnen erst caudal davon

und sind in der lateralen Ausdehnung verschmälert. Die Riechplakoden liegen stark der Mediane genähert, ihr Lumen endet caudal blind. Analoge Veränderungen finden sich im Neurocranium. Die Trabekel sind rostral verschmolzen, weichen dann etwas auseinander, um sich auf Höhe der Epiphyse wieder zu einer einheitlichen Knorpelplatte zu vereinigen, die in die Basalplatte übergeht.

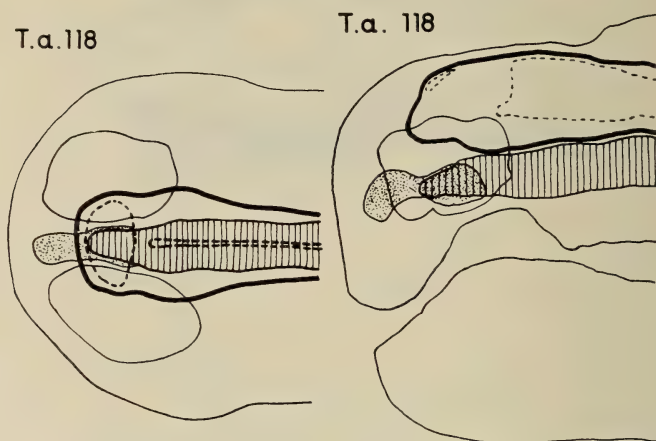


Abb. 4.

Rekonstruktionen eines hochgradig mikrocephalen Keims mit Otocephalie (T. a. 118). Vgl. Text und Abb. 1.

Die übrigen Kopforgane weisen mit Ausnahme einer Verschmälerung der ectodermalen Mundbucht keine Fehlbildungen auf.

Aus der Gruppe der mittelgradigen Mikrocephalie soll ein Keim mit cyclopischem Defekt besprochen werden (T. a. 133, Abb. 3). Rostral vom Cyclopauge liegt eine unpaare Riechplakode mit weitem, einheitlichem Lumen. Das Archencephalon ist in cranio-caudaler Richtung verkürzt, das Telencephalon ist unpaar. Im Hypothalamus fehlen Recessus opticus, Infundibulum und Hypophyse. Das Deuterenkephalon zeigt gegenüber den Kontrollen nur unwesentliche Abweichungen. Das Neurocranium stimmt in der Rückbildung mit den archencephalen Hirnteilen überein, die Trabekel beginnen erst auf Höhe der Epiphyse als einheitliche Knorpelplatte. Der Kopfdarm beginnt blind auf Höhe der ersten Chordaanschnitte, eine ectodermale Mundbucht wurde nicht ausgebildet.



Die 3. Klasse der hochgradigen Mikrocephalie enthält Embryonen, bei denen sich der fortschreitenden Reduktion des Archencephalon Ausfälle in der deuterencephalen Region hinzugesellen. Bei T. a. 118 (Abb. 4) fehlt das Archencephalon vollständig. Das Gehirn beginnt mit einem rudimentären Rhombencephalon, das im Umfang das Rückenmark nur wenig übertrifft, durch die Anordnung der Ganglienzellen, der ventralen Commissuren und die Form des Ventrikels aber von diesem unterschieden werden kann. Die Ohrbläschen liegen der Mediane genähert zu beiden Seiten der Chorda, die bis zum vorderen Rand des Gehirns reicht. Eine kleine, schmale Basalplatte sitzt dem Vorderende der Chorda auf. Der Kopfdarm mündet durch eine Oeffnung nach aussen, in seiner Wandung sind aber keine Derivate der ectodermalen Mundbucht auffindbar. Der Kiemendarm selbst ist stark deformiert.

Die Resultate der Versuche sind in Abb. 5 zusammengestellt. Die Grösse und Lage der Defekte in den 4 Versuchsreihen sind in der Projektion auf den Anlageplan von PASTEELS eingezeichnet, wobei aus Gründen der Uebersichtlichkeit nur das praesumptive Anlagefeld der Chorda und der praechordalen Platte (gestrichelt) aufgenommen wurden. Die Urmundfurchung ist durch einen Querstrich markiert, unter jedem Schema ist die Zahl der histologisch untersuchten Keime angegeben. In der Reihe A, B und C wurde bei der Operation die Urmundfurchung intakt gelassen, und nur ein grössenmässig abgestufter Teil der praechordalen Platte und der Chorda entfernt. Bei der Operation nach dem Schema D wurde die ganze Urmundfurchung mit einem Teil der Anlage des entodermalen Vorderdarmes ausgeräumt, dazu sicher das Material der praechordalen Platte und ein grosser Teil der praesumptiven Chorda.

Bei den Ergebnissen interessiert zunächst das Verhältnis der mikrocephalen Defektkeime zu den vollkommen ausregulierten Embryonen. Abb. 5 gibt links unten diese Werte in Prozente umgerechnet (weiss normale, schwarz defekte Keime). In Serie A konnten sich 64% zu normalen Larven entwickeln. Mit zunehmender Grösse des gesetzten Defekts nehmen die mikrocephalen Keime überhand, um in der Reihe D mit 94% ihr Maximum zu erreichen. Bei der Auswertung zeigte sich, dass beim Stehenbleiben der Urmundfurchung viel häufiger Gastrulationsstörungen zu erwarten sind, als wenn diese bei der Operation mit entfernt wird. Diese Störungen äussern sich in der Entwicklung von Spina bifida — Keimen.

Die Häufigkeit dieser Missbildung ist, ebenfalls in Prozente umgerechnet, auf Abb. 5 rechts unten aufgeführt. Serie A, B und C zeigen entsprechend der wachsenden Defektgrösse eine Zunahme der Spina bifida — Fälle. Nach vollkommener Ausräumung des Urmundgrübchens in Reihe D wurde nur 1 Keim mit Spina bifida gefunden.

Bei Berücksichtigung der Schwere der Mikrocephalie ergeben

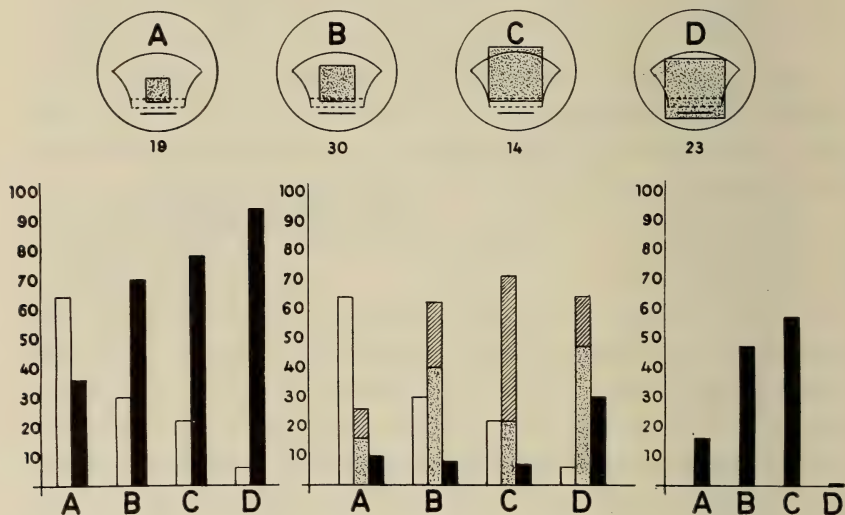


ABB. 5.

Uebersicht über die Resultate. Obere Reihe Operationsschemata. Unten links Häufigkeit normaler (weiss) und mikrocephaler (schwarz) Keime in Prozent. Unten Mitte: Verteilung auf die verschiedenen Defektgrade (in %) Weiss normale Keime, punktiert leichte, schraffiert mittelschwere und schwarz hochgradige Reduktion. Unten rechts: Häufigkeit der Spina bifida — Keime in den 4 Versuchsserien in Prozent.

sich gleichsinnige Verhältnisse, die stärkste Reduktion ist auch hier in der Serie D zu verzeichnen. (Abb. 5 unten Mitte, Normalkeime weiss, geringgradige Mikrocephalie punktiert, mittelgradige schraffiert, hochgradige schwarz). In diesem Zusammenhang hat uns die Frage beschäftigt, ob an der jungen Gastrula bereits eine Segregation des Kopforganisators in ein archencephales und ein deuterencephales Areal nachweisbar ist. Dafür ist vor allem ein Vergleich zwischen Serie C und D aufschlussreich. Bei D wurde das archen-

cephale Areal, d. h. die Anlage der praechordalen Platte, sicher vollständig entfernt. Dennoch sind die Ausfälle im Archencephalon (punktiert + schraffiert in Abb. 5) nicht häufiger als in C. Umgekehrt wurde in der Reihe C unter Schonung der praechordalen Platte hauptsächlich der deuterencephale Induktor entfernt, ohne dass eine entsprechende Vermehrung deuterencephaler Defektkeime eingetreten ist. GALLERA, der 1949 die gleiche Frage in einem kombinierten Induktionsversuch prüfte, ist zu gleichartigen Resultaten gekommen, sodass wir annehmen dürfen, dass sich bei der Regulation der archencephale und deuterencephale Induktor gegenseitig vertreten können. In Uebereinstimmung mit einer von LEHMANN (1948) geäußerten Ansicht scheint aber die Sonderung in ein archencephales und ein deuterencephales Feld der erste Schritt bei den Segregationsprozessen im Kopforganisator zu sein, sodass vorzugsweise der archencephale Bereich als Ganzes von der Reduktion oder dem völligen Ausfall betroffen wird.

#### LITERATUR

- GALLERA, J. Arch. Anat., Hist. et Embryol. 32, 4/8, S. 121. — LEHMANN, F. E. 1926, Roux Arch. Entw. mech. 108, S. 243; 1928, Roux Arch. Entw. mech. 113, S. 123; 1938, Roux Arch. Entw. mech. 138, S. 106; 1948, Arch. J. Klaus Stift. 23, S. 569. — PASTEELS, J. 1942, J. exp. Zool. 89, S. 255. — TÖNDURY, G. 1937, Roux Arch. 136, S. 529. — SHEN, G. 1938, Roux Arch. Entw. mech. 137, S. 271.

---

N<sup>o</sup> 34. **Klaus Mampell**, University of Pennsylvania, Philadelphia. — Wandlungen des Organischen.<sup>1</sup>

In einer Zeit, da sich die Biologie in unzähligen Spezialstudien verzettelt, ist es nötiger denn je, sich an umfassende Spekulationen heranzuwagen, um wieder eine Übersicht zu gewinnen. Es gibt ja in unserer Wissenschaft keine Theorie, die für das Organische in

---

<sup>1</sup>Gastvortrag vor der schweizerischen Gesellschaft im Zürich am 18. März 1951 gehalten



seiner Gesamtheit gültig wäre, es sei denn, man wollte die Darwinsche Evolutionstheorie dafür betrachten. Das Phänomen der Evolution kann heute nicht mehr bezweifelt werden; ob aber die Darwinsche Lehre genügt, um die treibende Kraft zu erklären, ist fraglich. Es ist seltsam: Bei der Ontogenese sollen wir nach Haeckels „biogenetischem Gesetz“ im Grunde genommen mit demselben Prozess zu tun haben wie bei der Phylogenese; dennoch sollen bei der Entfaltung des Ganzen die unvorhersehbaren Einflüsse der Umwelt und die Konkurrenz der Teile verantwortlich gemacht werden, während bei der Entfaltung des Einzelwesens alles Veranlagung und die Zusammenarbeit der Teile sein soll. Kann denn die Evolution zu gleicher Zeit auf blindem Zufall und auf einer inneren Gesetzmässigkeit beruhen? Vielleicht erscheint es paradox, diese Frage zu bejahen; man denke jedoch daran, dass der Zufall, wenn er massenweise auftritt, seine Gesetzmässigkeit offenbart; und es soll hier versucht werden, der Evolution mit diesem Schlüssel beizukommen.

Die Gedanken, die hier ausgedrückt werden, sind auf die Biologie gemünzt. Sie müssen daher ohne Rücksicht auf schon bestehende Prinzipien der anderen Naturwissenschaften bewertet werden. Vorläufig hat die Biologie ihre eigene Logik, die von biologischen Phänomenen herrührt. Die Entscheidung darüber, ob die hier dargelegte Logik richtig ist, muss anderen überlassen werden; ich wäre jedenfalls schon zufrieden, wenn diese Ausführungen nur dazu dienen, eine längst fällig gewordene Diskussion anzuregen.

Die Evolution befasst sich mit der qualitativen Vermehrung der Lebewesen; die quantitative nimmt sie als gegeben an. Tatsache ist, dass die Zahl der Unterschiede zwischen den Lebewesen immer grösser geworden ist, je mehr Lebewesen entstanden sind. Wir führen das Entstehen dieser Unterschiede auf plötzlich auftretende Mutationen zurück. Wir wissen nicht nur, dass die Lebewesen mutieren, wir wissen auch, dass diese Mutation kein fortwährender Prozess ist, sondern einer, der gelegentlich auftritt. Jede Mutation kann als individueller Vorgang beobachtet werden. Sie ist gewissermassen ein Evolutionsquantum. Die Evolution fliesst nicht gleichmässig dahin, sondern macht einzelne Sprünge. Die Zahl der einzelnen Mutationsmöglichkeiten in einem Lebewesen ist zweifellos sehr gross. Sie muss aber endlich sein. Ein Lebewesen ist ein Stoff von bestimmter Ausdehnung. Es muss daher eine



begrenzte Zahl der mutablen Teile geben. Jeder mutable Teil kann unabhängig von allen anderen mutieren. Da wir für die Lebewesen einen Anfang annehmen, und da die jetzigen Lebewesen durch Mutation aus den ersten hervorgegangen sind, müssen die ersten Lebewesen im Vergleich zu den gegenwärtigen logischerweise völlig unmutiert gewesen sein. Der Lebensstoff, den wir willkürlich als den anfänglichen bezeichnen, hätte also lauter unmutierte Teile. Nach grösstmöglicher Evolution hätten wir einen Lebensstoff mit lauter mutierten Teilen. Das wäre das völlige Ende aller Evolution, und alles, wofür wir einen Anfang annehmen, muss aus logischer Notwendigkeit auch ein Ende haben. Wenn die organische Evolution irgendwo anfängt, so muss sie auch irgendwo aufhören. Zwischen diesen Extremen aber entwickeln sich die Lebewesen durch die allmähliche Addition der verschiedenen möglichen Mutationen.

In ihrer äussersten Form als Deletion oder völliger Verlust eines mutablen Teils ist die Mutation nicht reversibel, dass heisst, was einmal total verschwunden ist, kann nicht mehr de novo erzeugt werden. Die Lebewesen können also theoretisch den Endpunkt der völligen möglichen Mutation erreichen, obschon dies praktisch nie geschieht. Die totale Mutation muss ja mit der Zeit immer langsamer werden. Je mehr die Zahl der mutablen Teile abnimmt, desto mehr nimmt naturgemäss die Zahl der möglichen Mutationen ab. Je höher die Evolutionsstufe ist, auf der ein bestimmtes Lebewesen angekommen ist, desto unwahrscheinlicher ist es, dass dieses Lebewesen die nächst höhere Stufe erreicht. Wenn die Hälfte aller mutablen Teile innerhalb einer gewissen Zeit mutiert, so ist eine ebenso lange Zeit nötig, bis die Hälfte des Restes mutiert hat, und so weiter. Die völlige mögliche Mutation wird ebenso wenig verwirklicht wie etwa die völlige Verwandlung allen radioaktiven Stoffes. Was nun die Halbwertszeit des Organischen auch sei, wie lange es also auch daure, bis die spontane Mutation die Hälfte aller mutablen Teile erfasst hat, wir sollten für die früheren Stadien der Evolution ein schnelleres Tempo bemerken als für die später folgenden.

Wir wollen einmal die paläontologische Geschichte in zwei etwa gleiche Perioden einteilen und die Fortschritte der Evolution in diesen zwei Perioden miteinander vergleichen. Nehmen wir an, das Leben sei vor etwa 550 Millionen Jahren auf der Erde entstanden. Um diese Zeit erscheinen die ersten Spuren primitiver Lebewesen.

Wie weit aber evolvierten sie in der ersten Hälfte ihrer Geschichte, also in den ersten 225 Millionen Jahren ! Alles bis zu den Reptilien hinauf erschien. Was ist denn in der zweiten Hälfte geschehen, das sich mit diesem Riesenschritt vergleichen liesse ? Die Vögel und Säugetiere entwickelten sich, und teilen wir diese letztere Periode wieder in zwei etwa gleiche Hälften ein, so sehen wir, dass auch hier der grosse Schritt in der ersten Hälfte gemacht wurde. Es ist in der Entwicklung einer jeden Gruppe dieselbe Erscheinung, ob es sich dabei um das Leben in seiner Gesamtheit handelt, um eine Klasse, eine Ordnung oder eine gewisse Art: Das Tempo ihrer Evolution nimmt immer mehr ab, bis es vergleichsweise bedeutungslos wird. Es ist ja gleichgültig, wieviel Evolution vorausgegangen ist, die verhältnismässige Verlangsamung muss bei jeder Grössenordnung in Erscheinung treten.

Wenn die Verteilung der Mutationen auf die einzelnen Lebewesen mit gleichen Mutationsmöglichkeiten vom Zufall abhängig ist, so ist es theoretisch nicht notwendig, dass alle diese Lebewesen mutieren. Es ist möglich, dass manche nie mutieren, andere sehr oft. Daher die Tatsache, dass die Evolution hier schneller, dort langsamer fortzuschreiten scheint. Ein Lebewesen könnte ja rein aus Zufall von mehreren Mutationen betroffen worden sein, wenn die Mehrzahl der Lebewesen noch völlig unmutiert wäre. Wenn zum Beispiel durchschnittlich zehn Mutationen in hundert Taufiegen auftreten, so wird man ungefähr unter einer Million Individuen eines finden, das sechs Mutationen auf sich vereinigt. Dieses eine hat also in der Evolution unsrer *Drosophilakultur* bereits sechs Sprünge vorwärts gemacht, wenn über 90% der Individuen noch auf der Stelle treten. Die Evolution kommt daher gewissermassen einem Wettlauf gleich. Obwohl eine gewisse Anzahl von Lebewesen etwa auf dem selben Punkt beginnen, kommen manche doch viel schneller ans Ziel als andere. Je länger der Wettlauf weitergeht, desto mehr streckt sich die Linie der Läufer. Jedoch gibt es zu jeder Zeit einen Abschnitt der Strecke, auf dem die meisten Läufer sind, zuerst am Start, zuletzt am Ziel; während des Laufes aber schiebt sich der Klumpen von Teilnehmern dem Ziele zu, wenn er auch manche Teilnehmer nach beiden Richtungen verliert, zuerst allzu Schnelle, schliesslich allzu Langsame. Um das Bild des Wettlaufs zu vervollständigen, kann man sagen, dass die einzelnen Läufer immer langsamer vorwärts kommen, je näher sie dem Ziele sind.

Die am weitesten gelaufen sind, die sind auch am meisten erschöpft. Obwohl sie aber viel langsamer vorwärts kommen als solche, die nicht so erschöpft sind, erschlaffen die letzteren mit der Zeit genau so und verlangsamen ihren Lauf. Die einmal weit voraus sind, werden daher kaum mehr eingeholt.

Hiermit haben wir die Erklärung für die Situation, die wir in der lebenden Welt beobachten. Die primitivsten Lebewesen existieren neben den am weitesten evolvierten. Die Streckung der Linie im phylogenetischen Wettlauf verlangt, dass die gegenwärtigen Formen zumeist neben ihren ungefähren Ahnen einherleben. Die Insekten sind doch wohl viel weiter als die Tausendfüsser von einem gemeinsamen Ahnen entfernt. Die Säugetiere sind weiter als die Lanzettfische von ihrem gemeinsamen Ahnen hinwegevolviert. Die Tausendfüsser oder Lanzettfische sind eben die Nachzügler, von denen gesprochen wurde. Die ursprünglichen Formen werden von den Mutanten zwar mehr und mehr verdrängt; es ist aber dennoch unwahrscheinlich, dass sie ganz verschwinden. Wenn man die Selektionstheorie konsequent anwendet, so müsste man zu dem Schluss kommen, dass ganz allgemein das von der Natur begünstigt wird, was evolviert; sonst gäbe es ja keine Evolution. In dem Fall kann man aber die Selektion als eine Selbstverständlichkeit und Binsenwahrheit überhaupt aus dem Spiele lassen. Wer das darwinistische Dogma nicht von sich abschütteln kann, würde die ungeheure Zahl der Arten in der Ordnung der Käfer mit der Behauptung erklären, die Käfer seien aus dem Kampf ums Dasein ausserordentlich siegreich hervorgegangen. Dagegen wird hier nur behauptet, dass die Käfer im phylogenetischen Wettlauf recht mittelmässige Läufer sind, da das Gedränge hier am dichtesten wird. Im übrigen finden meine evolutionistischen Darbietungen auf dem Sportplatz statt, und nicht auf dem Schlachtfeld.

Wo die Mutation eines Teils das Ganze ändert und wo es viele mutable Teile gibt, ist die Variabilität praktisch unendlich. Um ein Beispiel zu geben, darf man bloss daran erinnern, dass die Zahl der Gene in der *Drosophila* auf etwa zehntausend geschätzt wurde. Wenn jedes dieser Gene bloss zwei Allelomorphen hätte, so könnte man durch alle möglichen Genkombinationen schon  $2^{10'000}$  verschiedene Fliegen erhalten. Das ist eine stattliche Zahl, besonders, wenn man daran denkt, dass die Anzahl der Elektronen im ganzen erkennbaren Weltall auf einen winzigen Bruchteil dieser



Zahl geschätzt wurde. Je nach dem zufälligen Zusammentreffen der Mutationen kann man schon mit wenigen Möglichkeiten eine statische Anzahl verschiedener Mutanten erhalten. Von Anfang an kommt die Evolution daher einer Differenzierung gleich, und jede Mutante entwickelt sich durch weitere Differenzierung in sound-soviele neue und so fort. Die phylogenetische Differenzierung ist wie die Differenzierung im Binom. In unserm Falle wäre  $a$  = unmutiert,  $b$  = mutiert, und wir hätten  $n$  mutable Teile; also  $(a + b)^n$ . Nehmen wir einmal als Beispiel der Evolution die *Drosophila* mit ihren zehntausend Genen. Die Fliege, an der wir unser Evolutionsbeispiel vorführen wollen, bezeichnen wir als  $a^{10'000}$ ; ein Individuum also, das lauter unmutierte Gene hat; das ist unser relativer Anfang. Wenn jedes der zehntausend Gene nur einen mutanten Allelomorphen hätte, so ergeben alle Fliegen, die eine Mutation aufweisen, den nächsten Ausdruck des Binoms, nämlich  $10'000 a^{9'999} b$ . Durch zwei Mutationen entsteht der nächste Ausdruck, nämlich  $49'995'000 a^{9'998} b^2$ . Mit drei Mutationen in allen ihren möglichen Kombinationen erhielten wir bereits etwa 160 Milliarden verschiedene Fliegen, und so wächst die Zahl mit jedem Mutationschritt weiter ins Unermessliche. Die Evolution unsrer *Drosophila*-kultur würde also zunächst auf eine Divergenz hinauslaufen, wie die Entwicklung des Binoms zunächst eine Divergenz ist. Wir können daher das Bild unsres Wettlaufs weiter vervollständigen, indem wir uns das Rennen auf einer Kugel vorstellen. Der Start ist auf dem Pol, und je weiter sich die Läufer vom Pol entfernen, desto weiter entfernen sie sich auch voneinander; sie können nach allen möglichen Richtungen laufen und höchstwahrscheinlich werden sie endlich in der äquatorialen Region ankommen. Die Divergenz des Binoms bedeutet auch die Divergenz der Lebewesen. Sicherlich zeigt uns die lebende Welt diese evolutionistische Tendenz. Je mehr sich das Leben ausgebreitet hat, desto variabler ist es geworden. Das ist eine ganz natürliche Konsequenz mathematischer Erwägungen und hat nichts mit darwinistischem Erfolg oder Misserfolg zu tun. Der darwinistische Wettkampf der Arten, bei dem die beste als Sieger hervorgehen soll, wäre ja ganz schön und gut, wenn man in der Evolution etwa mit einer Million Arten anfinke und schliesslich mit dem einen Superwesen aufhörte; es ist aber paradoxerweise gerade umgekehrt: man fängt mit einer Art an, und je länger der Kampf ums Dasein anhält, desto



mehr Sieger gibt es, gegenwärtig bereits über eine Million. Was ist das für eine perverse Konkurrenz? In unserm Fall dagegen ist es ganz natürlich und mathematisch richtig, dass im divergenten Stadium der Evolution die primitiven Tiere eine viel geringere Variabilität aufweisen als die hochevolvierten. Auf einer niedrigeren Stufe gibt es nun einmal nicht diese Variationsmöglichkeiten. Und das muss wieder für eine jede Grössenordnung zutreffen. Wir können die Lebewesen in ihrer Gesamtheit nehmen oder eine gewisse Klasse herausgreifen. Wenn zum Beispiel unter den Insekten die *Aptera* zu den primitivsten Vertretern dieser Gruppe gehören, so erwarten wir nicht viele Arten unter ihnen; die *Coleoptera* dagegen als höher evolvierte Ordnung haben auch eine hohe Zahl der Arten. Allerdings wären die höchst evolvierten Vertreter einer Gruppe wieder weniger variabel; der Grad der Variabilität kann daher nicht als einziger Masstab des Fortschritts genommen werden.

Niemals könnte die Zahl der möglichen Variationen in der lebenden Welt realisiert werden; denn diese Zahl ist phantastisch viel grösser als die Zahl der Lebewesen. Damit erkennen wir sogleich den Grund für die Lücken, die in der Kontinuität der Variation entstehen. Auch ohne jedwede Selektion müssten diese Lücken auftreten, solange die Zahl der Lebewesen überhaupt beschränkt bleiben muss, und wir haben schon gesehen, dass im ganzen Weltall kein Platz wäre, alle denkbaren Variationen unterzubringen, geschweige denn auf der Erde. Es gibt daher potentielle Variationen, die überhaupt nie in Erscheinung treten, und eine ganz anders beschaffene lebende Welt als die uns bekannte wäre unter genau den gleichen Umständen wohl möglich.

Die Divergenz des Binoms  $(a + b)^n$  geht bis zum Mittelpunkt oder wo die Hälfte der mutablen Teile mutiert ist, die andere noch unmutiert; in unsrer *Drosophila* mit den zehntausend Genen entspräche dieser Punkt dem Ausdruck  $\binom{10'000}{5000} a^{5000} b^{5000}$ ; darüber hinaus beginnt die Konvergenz. Wenn die Lebewesen wirklich auf den Endpunkt zumutieren sollten, so böte das konvergierende Stadium der Evolution ein seltsames Bild. Wogegen sich die Lebewesen auf dem divergierenden Stadium immer unähnlicher werden, müssten sie sich auf dem konvergierenden wieder ähnlicher werden, da die Zahl der möglichen Unterschiede ja wieder abnimmt. Auf den am weitesten evolvierten Stadien müsste es also wieder

weniger Arten geben. Man müsste hier Lebewesen finden, deren Ahnen sich weiter voneinander unterschieden als die dann lebenden Formen. Nun ist es allerdings sehr schwer, sich vorzustellen, dass zwei Lebewesen, die gegenwärtig grundverschieden sind, trotz noch so langer Evolution Nachkommen haben könnten, die einander so ähnlich wären, dass sie gar völlig miteinander verschmelzen; dass es also dereinst ein Lebewesen geben könnte, welches sich unter anderem väterlicherseits von einem Hund herleitet, mütterlicherseits von einem Käfer. Andererseits scheint man nicht daran zu zweifeln, dass eben dieser Hund und eben dieser Käfer vor einigen hundert Millionen Jahren ein und denselben Urahn hatten. Stellt das eine grössere Anforderungen an unsre Phantasie als das andere? Der Unterschied besteht vielleicht nur darin, dass das eine jahrzehntelang in der Phantasie herumgespuht hat und sich inzwischen unauffällig in eine scheinbare Tatsache verwandelt hat, die keines weiteren Beweises bedarf, während das andere gerade jetzt in die Diskussion geworfen wurde und daher auch nicht weiter ernst genommen wird.

Bisher haben wir uns nur mit zwei Stadien eines Gens beschäftigt, dem unmutierten und dem mutierten. Man muss sich aber nunmehr fragen, ob es nicht mehr als ein mutantes Stadium geben kann. Wenn Mutation immer Genverlust bedeutete, so gäbe es freilich nur eine Art der Mutation; wir wissen aber, dass dem nicht so ist. Bei den Chromosomenmutationen gibt es sowohl Deletionen wie auch Duplikationen, und es gibt Mutationen, die weder Gewinn noch Verlust bedeuten, nämlich die Inversionen und Translokationen. Was bei den sogenannten Genmutationen vor sich geht, wissen wir nicht. Es muss sich aber auch da um Verluste und Gewinne und qualitative Mutationen handeln. Wie entsteht überhaupt die spontane Mutation, die allen Lebewesen eigen ist, auch solchen, die von jedweden Strahlen, einschliesslich der kosmischen, geschützt werden? Sollte etwa nach erfolgter Verdopplung der Gene die Teilung des öfteren auch *Verteilung* bedeuten? Anstatt dass von jedem Gen immer eines hierhin, eines dahin geht, gingen dann manchmal beide hierhin, und keines dahin. Es ist uns ja bekannt, dass ganze Chromosomen von solch ungleichmässigen Verteilungen betroffen werden. Und das könnte bei den kleinsten Bestandteilen der Chromosomen auch der Fall sein. Zwar sind die Gene in den Chromosomen für die meisten

Genetiker wie die Perlen an einer Perlenschnur, wir dürfen aber keine solchen Vorurteile haben, wenn diese auch durch die Tradition geheiligt sind. „Gen“ wird hier als Synonym für „mutabler Teil“ gebraucht. Wenn eine homogene Gruppe von Lebewesen durch Mutation heterogen wird, so können wir jede Unterscheidungsmöglichkeit als Gen bezeichnen. Ein Gen ist also ein sehr dehnbarer Begriff. Die Zahl der Gene in einem Lebewesen hängt von der Zahl der feststellbaren Unterschiede ab. Über die Grösse und Beschaffenheit eines solch relativen Begriffes lässt sich daher kaum etwas aussagen. Ob Addition oder Subtraktion eines mutablen Teils nun ein ganzes Chromosom erfasst oder ein einziges Elektron, es muss im Durchschnitt so viel gewonnen wie verloren werden. Dehnen wir die Mutation auf das Organische in seiner Gesamtheit aus, so ändert es sich in seiner Gesamtheit nur qualitativ; seine einzelnen Teile aber ändern sich auch quantitativ. Da die Subtraktionen und Additionen in den einzelnen Teilen mathematischen Regeln folgen müssen, bedeutet ungenaue Verteilung oder ungenaue Reproduktion nichts weiter als progressive Entmischung der Gene. Das Lebewesen, mit dem die Evolution anfängt, hätte alle Gene; das ideale Ende der Evolution wäre ein Zustand, wo alle Lebewesen nur noch eines dieser Gene haben, wenn auch dieses eine in vielfacher Zahl. In der lebenden Welt insgesamt wäre dann alles noch vorhanden und auch im selben Verhältnis zueinander wie eh und je, aber es wäre anders auf die Einzelwesen verteilt.

Was sind nun die Folgen der Mutation für das einzelne Lebewesen? Der Verlust eines Gens bedeutet im allgemeinen auch den Verlust einer autotrophischen Funktion. Das so mutierte Lebewesen kann einen gewissen Stoff, der zum Aufbau seiner eigenen Substanz nötig ist, nicht mehr erzeugen. Ein Verlust hier kann auch nicht durch einen Gewinn dort wettgemacht werden. Wenn ein Organismus zum Beispiel kein Vitamin A mehr erzeugen kann, so hilft es ihm nicht viel, wenn er dafür zweimal so viel Vitamin C erzeugt. Die Lebewesen würden sich mit fortschreitender Evolution immer mehr auf die Produktion gewisser Substanzen beschränken, und dabei heisst Unfähigkeit in dieser Beziehung oft umso grössere Fähigkeiten in jener. So wird die Evolution zur progressiven Spezialisierung. Da aber alle Substanzen zur Autotrophie gehören, kompensieren sich die verschiedenen Spezialisten untereinander. Je nach der Art der Mutation wären unendlich viele



verschiedene Kompensationen möglich. Das kompensatorische Verhältnis muss auch nicht in jedem Fall auf Gegenseitigkeit beruhen. Es wird wohl zumeist als ein parasitisches beginnen; jeder Parasitismus wird jedoch mit der grössten Wahrscheinlichkeit allmählich in eine Symbiose verwandelt. Der anfängliche Nutzniesser wird schliesslich durch Mutationen des Wirtes in die Lage versetzt, hier so viel zu liefern, wie er dort empfängt.

Bei einer echten Symbiose kann eine unabhängige Evolution der Partner überhaupt nicht mehr in Frage kommen. So verschieden die Blütenpflanzen und Insekten sind, so gibt es doch eine kompensierende Evolution zwischen dieser Pflanze und jenem Insekt, wobei die Kompensation oft sehr spezifisch ist. Mutation hier bedingt kompensierende Mutation dort. Die Partner sind ja aufeinander angewiesen. Je höher ein Lebewesen in der Evolution steht, desto komplizierter ist das System der Kompensationen, die es mit anderen Lebewesen eingegangen ist. Nur die ganz primitiven Lebewesen wie etwa die autotrophischen Bakterien haben noch den inneren Ausgleich und brauchen daher keinen äusseren.

Wo verschiedene Lebewesen durch die Kompensation unzertrennlich verbunden werden, haben wir eine neue Einheit, eine höhere Organisation, die sich nun aus desto mehr verschiedenen Teilen zusammensetzt. Hier ist also an eine räumliche Verbundenheit gedacht, bei der wir die Teile nicht mehr als ursprünglich gesonderte Lebewesen erkennen. Ob wir etwa die Flechten, diese Kompensation zwischen Fungus und Alge, als Symbiose betrachten oder als ein Ganzes mit verschiedenen Komponenten, hängt ganz von unsrer Systematik ab. Wo uns die Partner einer Symbiose nicht als verschiedene Lebewesen bekannt sind, denken wir im allgemeinen nicht an die Möglichkeit solcher Verbindungen. Man kann zum Beispiel im Laboratorium beobachten, wie eine mutante *Neurospora*, die einen gewissen Stoff nicht erzeugen kann, sich mit einer andern kompensiert, die einen andern Stoff nicht erzeugen kann; die zwei sich ergänzenden Mutanten wachsen aufeinander zu, bis sie tatsächlich verschmelzen. Hier haben wir also eine wirkliche Symbiose. Hätten wir diese Verschmelzung aber nicht beobachtet, so käme es uns wohl nicht in den Sinn, eine sozusagen vollwertige *Neurospora* als Kompositum zweier Mutanten zu betrachten. Wenn sich die Symbionten gar innerhalb einer Zelle befinden, so wird ihre wahre Natur kaum mehr erkannt. Dennoch



können gerade solche Miniaturesymbiosen zum langsamen Aufbau der Zelle geführt haben. Grüne Körperchen in einer tierischen Zelle, wie wir sie in manchen Protozoen finden, betrachten wir als symbiotische Algen. Dagegen erscheinen uns solche Körperchen in den Zellen höherer Pflanzen nicht mehr als autonome Lebewesen, obgleich wir wissen, dass die Plastiden, wenn sie einmal verloren gegangen sind, nicht von den Genen *de novo* erzeugt werden können. Eine ähnliche Autonomie plasmatischer Substanzen zeigen die sogenannten Kappa-Partikeln im *Paramaecium*. Es würde niemandem einfallen, die Rickettsia in den Zellen der Zecken als ein selbständiges Lebewesen zu betrachten, wenn diese nicht, auf den Menschen übertragen, als Erreger einer Krankheit erkannt worden wäre; in den Zecken kommen uns diese Partikeln wie normale Bestandteile einer Zelle vor, wie Chondriosomen, die es in allen Zellen gibt. Ein Virus wird erst als solches erkannt und bezeichnet, wenn es eine Krankheit hervorruft, wenn es also parasitisch ist. Es gibt aber Viren, die in einer Art parasitisch, in einer andern symbiotisch leben. Durch solche Vergleiche, und es liessen sich noch viele anführen, wird es plausibel, dass die Plastiden, die Chondriosomen und andere mikroskopische und submikroskopische Partikeln im Zellplasma autonome Lebewesen sind, Symbionten der Gene im Nukleus. Die Tatsache, dass diese Partikeln im allgemeinen nur im Zellplasma vorkommen und nicht als selbständig lebende Arten beobachtet werden, bedeutet keineswegs, dass sie deshalb von den Genen erzeugt werden. *Zea mays* gibt es bloss in Symbiose mit der menschlichen Gesellschaft. Daraus würde aber kaum jemand schliessen, dass der Mais vom Menschen fabriziert wird, dass diese Pflanze kein autonomes Lebewesen wäre. Und es gibt andere domestizierte Tiere und Pflanzen, die im selben Verhältnis zu tierischen Gesellschaften stehen können, wie die plasmatischen Partikeln zu den Kerngenen. Wenn wir die plasmatischen Substanzen der Zellen nicht als Genprodukte, sondern als Symbionten betrachten, so hätten wir den Grund für die Differenzierung der Zellen, eine Differenzierung allerdings, die wir beim Vielzeller nicht mehr als Phylogenese, sondern als Ontogenese bezeichnen. Die Verteilung der plasmatischen Substanzen geschähe auch wieder nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit; jede Zellteilung brächte eine Entmischung mit sich; Rekapitulation der Phylogenese ist die Ontogenese auch hauptsächlich in bezug auf die mathematischen

Regeln, denen die Evolution folgt. Die Zufälligkeiten der Verteilung, der Entmischung der Komponenten, muss wieder dasselbe Bild des Wettlaufs bieten und tut das auch. Die Ontogenese macht zuerst die schnellsten Fortschritte und verlangsamt ihr Tempo schliesslich bis zur Bedeutungslosigkeit. Die Zellen divergieren und kommen dabei mit verschiedenen Geschwindigkeiten vorwärts, das heisst, der Grad der Entmischung ist verschieden in den verschiedenen Linien. Die ersten Teilungen solcher Riesenzellen wie der Ova könnten freilich kaum *V e r t e i l u n g e n* sein. Erst wo die plasmatischen Substanzen zahlenmässig so verringert werden, dass Ungenauigkeiten sich bemerkbar machen können, wird es zur Differenzierung kommen. Das Mehr oder Weniger einer Partikel drückt sich stärker aus, wenn die Gesamtzahl zehn ist, als wenn sie zehntausend ist. Der heikelste Punkt in der Ontogenese ist die Entstehung der Geschlechtszellen. Man möchte überhaupt die ganze Sexualität am liebsten stillschweigend übergehen; es haftet ihr geradezu etwas Peinliches an, da ihre Genese sich in keine Theorie recht einfügen lässt. Mit dem Darwinismus kann man sich da auch nicht behelfen. Man hat zwar behauptet, die Sexualität sei von der Selektion begünstigt worden, da sie die Variabilität erhöhe, und das sei von Vorteil. Wieso es von Vorteil sein soll, ist nicht klar gemacht worden; ganz abgesehen davon ist es aber eine irrige Ansicht, dass die Sexualität die Variabilität erhöht. Es ist schon richtig, dass die Mischung der Gene eine Unzahl von Kombinationen hervorbringt; aber diese Kombinationen sind eben genau die gleichen, welche durch die zufällige Verteilung der Mutationen allein auch hervorgebracht wurden, nicht mehr und nicht weniger und nichts anderes. Die Sexualität kann die *E n t m i s c h u n g* der Gene nicht aufhalten und tut das bekanntlich auch nicht, sonst gäbe es keine Aufspaltung der Arten; sonst gäbe es keine Evolution, wie wir sie in der organischen Welt beobachten. — Die Schwierigkeit mit der Entmischung der plasmatischen Komponenten als Erklärung für die Genese der Geschlechtszellen ist die: Das Ovum hat nicht nur nichts verloren, sondern es hat trotz der Differenzierung, die ihm vorausging, wieder die ursprüngliche Gestalt. Es ist nun einerseits möglich dass die direkten Zellenvorfahren der Ova nur scheinbar differenziert waren, aber in Wirklichkeit nie entmischt wurden, solche Nachzügler müsste es sowieso in Übereinstimmung mit unsrer mathematischen Er-

wägung geben; es gibt darin aber auch die Möglichkeit, dass eben durch die Entmischung wieder ein Zuviel von allen Komponenten zustande kommt. Der Weg dahin führt jedoch über die Differenzierung, solange die Differenzierung auf dem quantitativen Verhältnis der Komponenten zueinander gegründet ist. Es ist, als erzielte man die Polyploidie des Kerns nicht durch die plötzliche Verdoppelung des Ganzen, sondern Schritt für Schritt durch die Verdoppelung einer jeden Komponente, und dabei würde die Erreichung der ursprünglichen quantitativen Verhältnisse der Komponenten zueinander auch über die Differenzierung führen. Das Gegenstück aber zur undifferenzierten Zelle, dem Ovum, ist das stark differenzierte Spermatozoon. Das Ovum kann immer wieder ein Individuum regenerieren, das Spermatozoon nie. Eigentlich nötig zur Reproduktion sind die Spermatozoa ja nicht, und es geht parthenogenetisch auch ganz gut ohne sie. Das Wichtige ist, die Wiedererstellung der ursprünglichen Zelle zu erklären, und diese Möglichkeit besteht zum mindesten im Rahmen der gegenwärtigen Hypothese. Es mag nicht ein völlig zufriedenstellender Grund für die seltsame Entzweiung in Weibliches und Männliches sein; eine bessere Erklärung der Sexualität lässt noch auf sich warten.

Bei der ontogenetischen Evolution mag man nun fragen, was denn eigentlich die Rolle der Gene sei, wenn alle Unterschiede zwischen den Zellen nur auf Entmischung autonomer plasmatischer Komponenten beruhen sollen. Die Zusammensetzung des Plasmas ist eben qualitativ und quantitativ von dem mutanten Stadium der Gene bedingt. Je nach der Konstitution des Kerns sind plasmatische Substanzen vorhanden. Je weniger evolviert der Kern ist, desto kleiner ist auch die Zahl der plasmatischen Substanzen und desto einfacher und kürzer daher die Ontogenese. Je höher evolviert der Kern ist, desto grösser die Zahl der plasmatischen Kompensatoren und desto länger und komplizierter daher die Ontogenese. Je grösser die anfängliche Mischung, desto länger dauert es auch, bis die Entmischung realisiert werden kann. Und erst wo die Entmischung vollständig ist, hört die Evolution auf. Die Kerngene sind also wohl dafür verantwortlich, was und wieviel entmischt wird. Am besten kann man all die ontogenetischen Beziehungen wieder veranschaulichen, wenn man an eine Symbiose höherer Ordnung denkt, wie die der menschlichen Gesellschaft mit ihrer grossen Zahl von domestizierten Tieren und Pflanzen. Die Ver-



hältnisse hier sind denen zwischen Kerngenen und Plasmagenen ähnlich, und wer sich die Miniatursymbiosen nicht gut vorstellen kann, mag sich diesen durchaus berechtigten Vergleich als Muster nehmen.

Nach vollendeter Ontogenese ist das Individuum in seiner Gesamtheit genau so ausgeglichen, wie es die Zygote war. Alles ist im selben Verhältnis, aber die einzelnen Teile sind überhaupt nur noch im Rahmen des Ganzen zu verstehen, wie die einzelnen Lebewesen nur noch im Rahmen der gesamten lebenden Welt zu verstehen sind. Gesondert entbehren die einzelnen Zellen genau so des Sinnes wie die einzelnen Arten der lebenden Welt. Schon deshalb wird es auch absurd, von irgendwelcher Konkurrenz dieser Teile untereinander zu sprechen. Wir müssten sonst gar sagen, die Nervenzellen oder die Blutkörperchen hätten in der ontogenetischen Entwicklung um ihr Dasein gekämpft und seien in diesem Kampf mit den andern Zellenarten erfolgreich gewesen.

Wo nun das Ganze auf der unbedingten Kompensation gegründet ist, da kann das Ausscheiden eines wichtigen Kompensators auch den Zusammenbruch des Ganzen bewirken. Wie das Individuum mit aufsteigender Evolution eben wegen der fortschreitenden Spezialisierung seine Regenerationsfähigkeiten verliert und wie die Beeinträchtigung eines seiner Teile alle anderen in Mitleidenschaft zieht, bis das Ganze zusammenbricht, so könnte die ganze lebende Welt an ihrer Spezialisierung einmal zusammenbrechen. Wie eine Kettenreaktion zöge das Aussterben einer Art das einer anderen nach sich. Der Tod der lebenden Welt würde wohl so plötzlich kommen, wie der des Einzelwesens, denn er hat ja mit Evolution nichts zu tun. Gewiss mag das, was beim Individuum ein paar Minuten dauert, bei der lebenden Welt in ihrer Gesamtheit immerhin ein paar Millionen Jahre erfordern. Jedenfalls hängt das Ende der lebenden Welt kaum von irgendwelchen kosmischen Katastrophen ab, sondern das Leben trägt die Ursache zu seiner Vernichtung in sich selbst, nämlich in seiner durch die Evolution bedingten übermässigen Spezialisierung.

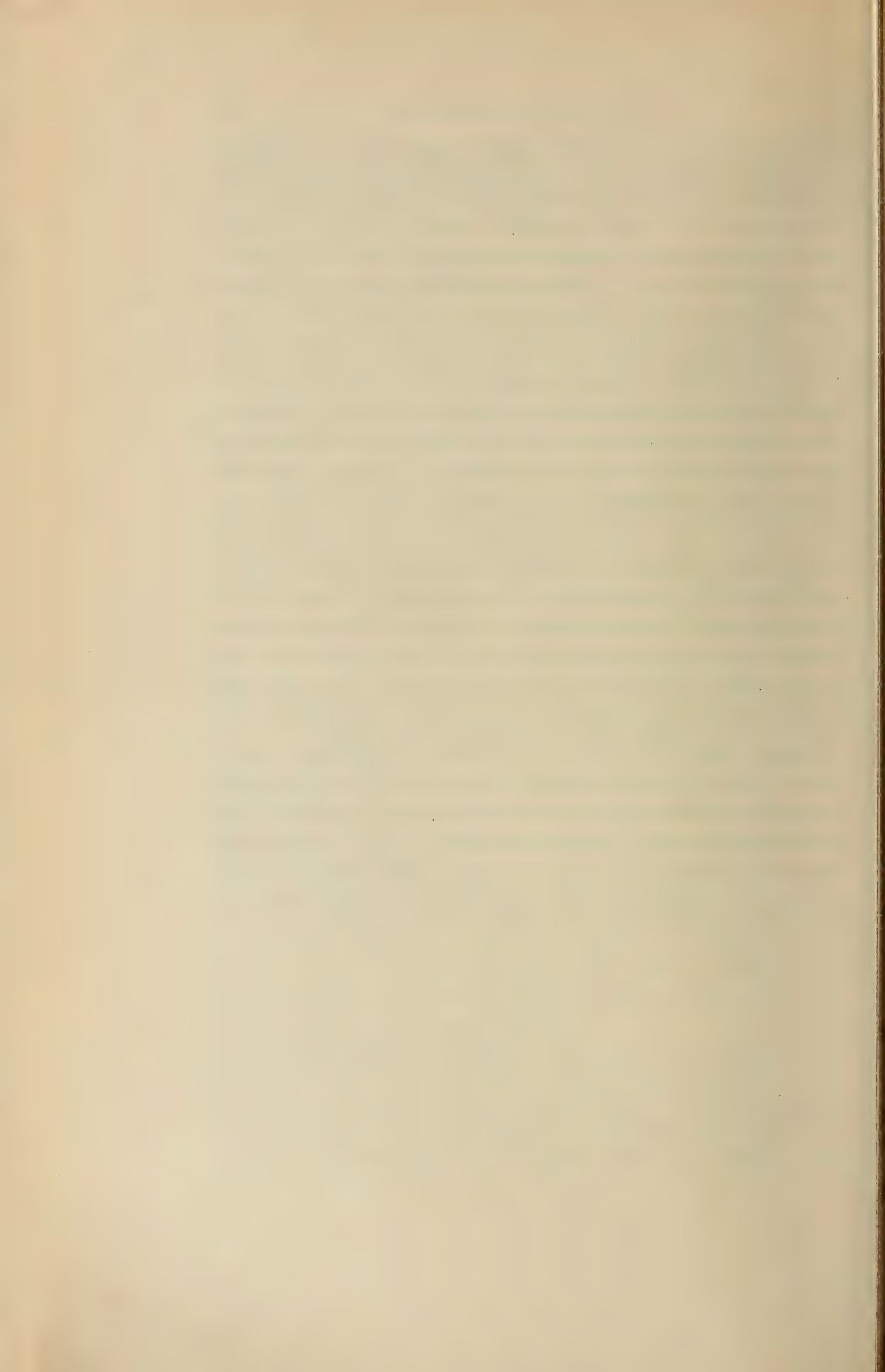
Selbstverständlich können die Lebewesen durch eine Unzahl äusserer Umstände vernichtet werden, und das bedeutet, dass sie durch äussere Umstände zu ihrem Nutzen oder Schaden beeinflusst werden können. Das Leben kann sich natürlich nicht in einem Vakuum entwickeln, und die Selektion durch die Umwelt wird



hier auch keinesfalls verneint, ebenso wenig, wie es beabsichtigt war, das Verdienst Darwins zu schmälern. Die Selektion allein könnte aber nur für ein Chaos verantwortlich sein, denn es gibt beim Darwinismus keine vorausbestimmte Richtung der Evolution; es wird nur mit seltenem Optimismus behauptet, alles, was existiere, sei gut, da es ja von der Natur auserwählt worden sei; demnach müssten wir zu jeder Zeit in der besten aller möglichen Welten leben. Wo das Ziel dieser Weltverbesserung ist, die durch den ewigen Kampf ums Dasein angetrieben wird, das wird uns nicht verraten. Es gibt aber in der Evolution doch ein Ziel. Die Evolution ist schliesslich doch eine Orthogenese; nicht eine Orthogenese der naiven Art, wie sie letzthin wieder des öfteren proklamiert worden ist, wobei etwa Jesus Christus als das Ziel der Evolution hingestellt wurde; die hier dargelegte Orthogenese setzt als Ziel der Evolution schlechthin die grösstmögliche Entmischung der Komponenten des Organischen, mag es Kerngene betreffen wie bei der Phylogenese oder Plasmagene wie bei der Ontogenese. Die Begleiterscheinungen und Folgen dieser Entmischung des Organischen sind hier besprochen worden. Etwas Ordentliches und Gesetzmässiges liegt in diesen Wandlungen des Organischen, eine Determination, an deren grossen Zügen die Selektion nichts ändern kann. Die organische Evolution strebt auf ihr Ziel zu mit oder ohne Selektion und erreicht ihre Vollendung in dieser biologischen Entropie.

Mag das Bild, das hier von der Evolution gezeichnet worden ist, auch manches Detail vermissen lassen; wenn man die grosse Szenerie des Lebendigen betrachten will, so muss man schon einen Aussichtspunkt finden, von dem aus man so viel wie möglich vom Ganzen sehen kann; eine Gefahr muss man dabei freilich auf sich nehmen: dass man nämlich auf der Suche nach solch einem Aussichtspunkt gelegentlich auch einmal in die Irre geht.

---



	Pages
Nº 19. A. BAIRATI und F. E. LEHMANN. Über die Feinstruktur des Hyaloplasmas von <i>Amoeba proteus</i> . Mit 2 Abbildungen . . . . .	443
Nº 20. Walter FRITZ. Über die Möglichkeit einer Übertragung von Toxoplasma vom Hund auf den Menschen und über das Vorkommen des Erregers bei Tieren. Mit 2 Tabellen . . . . .	449
Nº 21. J. RICKENBACHER. Die Nukleinsäuren in der Augenentwicklung bei Amphibien. Mit 2 Abbildungen . . . . .	456
Nº 22. A. BRETSCHER. Vergleich der Beinentwicklung von vier Hühnerrassen nach Colchicinbehandlung. Mit 2 Abbildungen und 2 Tabellen . . . . .	462
Nº 23. H.-A. GUÉNIN. La formule chromosomiale de Coléoptères Ténébrionides nord-africains. II. Erodiinés. Avec 21 figures dans le texte . . . . .	471
Nº 24. Gian TÖNDURY. <i>Embryopathia rubeolosa</i> . Zur Wirkung der Rubeola in graviditate auf das Kind. Mit 4 Textabbildungen . . . . .	476
Nº 25. Karl THEILER. Die Entwicklung der Zwischenwirbelscheiben bei der Short-Danforth-Maus. Mit 4 Textabbildungen . . . . .	484
Nº 26. J. SEILER, und Mitarbeiter. Analyse des intersexen Fühlers von <i>Solenobia triquetrella</i> (Psychidae, Lepid.). Mit 2 Textabbildungen . . . . .	489
Nº 27. F. BALTZER und W. SCHÖNMANN. Über die Letalität des Bastards <i>Triton palmatus</i> ♀ × <i>Salamandra atra</i> ♂. Mit 3 Textabbildungen . . . . .	495
Nº 28. U. WEIDMANN. Über den systematischen Wert von Balzhandlungen bei <i>Drosophila</i> . Mit 4 Textabbildungen . . . . .	502
Nº 29. E. AEPPLI. Die Chromosomenverhältnisse bei <i>Dendrocoelum infernale</i> (Steinmann). Ein Beitrag zur Polyploidie im Tierreich. Mit 5 Abbildungen und 2 Tabellen . . . . .	511
Nº 30. Ruth LOTMAR. Die Wirkung von Ultraschall auf verschiedene Entwicklungsstadien von <i>Drosophila melanogaster</i> . . . . .	519
Nº 31. H. GLOOR. Kältepolyploidie in Ganglienzellen von <i>Drosophila hydei</i> . Mit 1 Textabbildung . . . . .	520
Nº 32. P. S. CHEN and F. BALTZER. Investigations on the determination of the adhesive glands in <i>Bombinator pachypus</i> (xenoplastic transplantations). With 9 figures in text . . . . .	522
Nº 33. Robert SCHENK. Über Defektoperationen an der dorsalen Urmundlippe junger Gastrulae von <i>Triton alpestris</i> . Mit 5 Abbildungen im Text . . . . .	529
Nº 34. Klaus MAMPELL. Wandlungen des Organischen . . . . .	537

PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1. SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2. PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3. ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4. ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5. PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6. INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7. OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8. COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9. OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10. SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11. ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12. DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13. ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14. GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15. AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16. HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17. CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18. GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

---

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ  
DE LA COLLECTION LAMARCK  
appartenant au  
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES

1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE



5494  
Tome 58

Fascicule 4 (Nos 35-40)

Décembre 1951

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

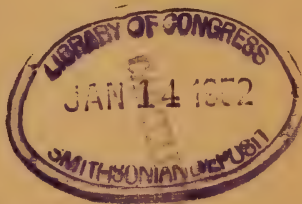
Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTTRENS

Assistant de zoologie

au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1951

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 58. En cours de publication.

	Pages
N° 1. E. GERBER. Über die Rinder-Reste aus den keltisch-römischen Niederlassungen der Engelhalbinsel bei Bern . . . . .	1
N° 2. H. BURLA. Systematik, Verbreitung und Oekologie der <i>Drosophila</i> -Arten der Schweiz. Mit 46 Textabbildungen und 17 Tabellen . . . . .	23
N° 3. A.-M. DU BOIS. Etude expérimentale du phénomène de colloïdopexie chez les Actinies ( <i>Cœlenterata</i> ). Avec 1 figure dans le texte et la planche 1 . . . . .	177
N° 4. R. MATHEY. La formule chromosomique de <i>Microtus orcadensis</i> Millais. Remarques méthodologiques et discussion critique. Avec 5 figures dans le texte . . . . .	201
N° 5. R. GANDER. Experimentelle und oekologische Untersuchungen über das Schlüpfvermögen der Larven von <i>Aedes aegypti</i> L. Mit 21 Textabbildungen und 34 Tabellen . . . . .	215
N° 6. R. GÖHRINGER. Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel ( <i>Turdus merula</i> L.) und beim Star ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.). Mit 47 Textabbildungen . . . . .	279
N° 7. H.-A. GUÉNIN et M. SCHERLER. La formule chromosomiale du Doryphore. <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Stal. Avec 19 figures dans le texte . . . . .	359
N° 8. Ch. JOYEUX et Jean-G. BAER. Le genre <i>Gyrocotyle</i> Diesing, 1850 (Cestodaria). Avec 6 figures dans le texte . . . . .	371
N° 9. P. BASILEWSKY. Descriptions préliminaires des <i>Carabidae</i> nouveaux recueillis par le D <sup>r</sup> A. Monard au Cameroun . . . . .	383
N° 10. S.-L. STRANEO. Descrizione preliminare delle nuove specie raccolte dal D <sup>r</sup> Monard della Missione scientifica Svizzera nel Cameroun . . . . .	387
N° 11. A. BRETSCHER und P. TSCHUMI. Gestufte Reduktion von chemisch behandelten <i>Xenopus</i> -Beinen. Mit 1 Textabbildung und 1 Tabelle . . . . .	391
N° 12. S. ROSIN. Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante Pearl (Pl) von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen . . . . .	398
N° 13. M. LÜSCHER. Über die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termiten <i>Kaloterms flavicollis</i> Fabr. Vorläufige Mitteilung . . . . .	404
N° 14. R. GEIGY und U. RAHM. Beiträge zur experimentellen Analyse der Metamorphose von <i>Sialis lutaria</i> L. ( <i>Megaloptera</i> ). Mit 3 Abbildungen . . . . .	408
N° 15. R. GEIGY und E. ERNST. Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termitenarten im Hungerversuch. Mit 4 Tabellen . . . . .	414
N° 16. Heinrich MÜLLER. Zur Biologie von Hermelin ( <i>Mustela erminea</i> L.) und Mauswiesel ( <i>Mustela nivalis</i> L.). Mit 3 Abbildungen . . . . .	421
N° 17. A. PORTMANN. Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger . . . . .	427
N° 18. E. DOTTRENS. Le Lavaret du lac d'Aiguebelette. Avec 3 tabelles . . . . .	435

( Voir suite page 3 de la couverture )

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60 —

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

**Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la Revue Suisse de Zoologie, Muséum d'Histoire naturelle, Genève**

---

Travaux de l'Institut de Zoologie et Anatomie Comparée et de  
la Station de Zoologie Expérimentale de l'Université de Genève.

Directeur: Professeur E. GUYÉNOT.

---

# Ablation du territoire crête et régénération provoquée dans le tissu cicatriciel provenant de la patte<sup>1</sup>

par

**V. KIORTSIS.**

(Avec la planche 2 et 6 figures dans le texte.)

## INTRODUCTION

La crête dorsale de *Triton cristatus* n'est pas seulement un caractère sexuel secondaire du mâle, mais aussi un organe capable de régénération et possédant son propre territoire.

En tant que caractère sexuel, la crête subit au cours de l'année des modifications cycliques; au moment du rut, elle peut avoir 15 mm. de hauteur. Elle réagit à la greffe testiculaire (M. ARON, 1922 *a. b.*; BRESCA, 1910) et à l'injection d'hormone mâle (A. BEAUNE et FALK, 1936; FLEISCHMANN et KANN, 1936). Toutefois par le traitement hormonique, on n'obtient jamais une croissance aussi complète que celle réalisée au cours de la vie sexuelle normale (FLEISCHMANN et KANN).

L'existence du territoire de régénération de la crête, mise en évidence par GUYÉNOT et SCHOTTÉ (1926) grâce à la méthode de la déviation des nerfs, a été confirmée par la suite par MILOJEVIC

---

<sup>1</sup> Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

et ses collaborateurs (1926). Ces derniers provoquent le développement local de la crête, *in situ* ou à son voisinage immédiat, par transplantation d'un tissu quelconque, ou même par une action mécanique simple, ce qui confirmerait l'hypothèse de l'action excitatrice banale du nerf.

Par l'une ou l'autre méthode, on provoque le développement local d'une éminence parallèle ou oblique par rapport à la crête et qui, généralement, est plus élevée que cette dernière.

Chose remarquable, les potentialités morphogénétiques de ce territoire se manifestent d'une manière semblable chez des individus des deux sexes, bien que la femelle du triton ne possède normalement, à la place de la crête dorsale du mâle, qu'une ligne pigmentaire jaune (MILOJEVIC, GRBIC et VLATKOVIC, 1926).

Les recherches de GUYÉNOT ont montré qu'il n'y a pas de passage graduel entre la crête et le territoire de la patte antérieure. Suivant le point d'aboutissement du nerf dévié, on obtient, soit une formation de crête, soit une production en chimère (crête et patte), soit enfin une patte seule. DINICHERT et GUYÉNOT (1946) ont cependant montré que la zone du territoire patte, limitrophe de la région crête (zone B de GUYÉNOT), possède un pouvoir morphogène affaibli et ne donne que difficilement naissance à des pattes petites, à croissance ralentie, qui sont conformes à la latéralité, mais inverties en ce qui concerne leur axe dorso-ventral. Les auteurs concluent à l'existence d'un gradient d'activité morphogénétique; celle-ci, maximum au point d'insertion normale du membre, irait en diminuant pour atteindre sa valeur minimum à la frontière de la crête.

GUYÉNOT eut l'idée de supprimer le territoire crête entre les deux territoires pattes antérieures droit et gauche. En admettant que la cicatrisation de la plaie se fasse aux dépens des territoires pattes adjacents, quelles seraient les potentialités morphogènes de la région cicatricielle ? Les éléments mésenchymateux profonds du territoire crête seraient-ils entièrement enlevés ou recouverts et réduits au silence par la nappe de recouvrement superficielle, ou pourraient-ils encore exercer une certaine action inductrice ? Les particularités morphogènes de la cicatrice fournie par des éléments du territoire patte, encore plus éloignés du centre à activité maximum, seraient-elles encore plus réduites que celles de la zone limitrophe B ? En admettant que les territoires droit et gauche



participent également ou inégalement à la cicatrisation, et que le tissu néoformé soit capable de produire une patte, quelles seraient les caractéristiques de cette dernière en ce qui concerne sa latéralité et ses axes ? Le régénérat obtenu serait-il simple comme dans la zone limitrophe ou duplicaturé comme dans la zone C de GUYÉNOT ? Cette duplication pourrait-elle être attribuée à une sorte de conflit entre les dérivés des territoires gauche et droit ?

Tels étaient quelques-uns des problèmes que l'on pouvait envisager. GUYÉNOT effectua les premières expériences d'extirpation du territoire crête mais, retenu par d'autres recherches, voulut bien me confier l'étude de ce petit problème. Je lui en exprime ma reconnaissance, ainsi que pour l'intérêt avec lequel il a suivi mes recherches.

Je remercie également M<sup>lle</sup> le Professeur K. PONSE, et M. le Dr BINDER, ainsi que le personnel de l'Institut de Zoologie pour l'aide qu'ils m'ont apportée.

## MATÉRIEL — TECHNIQUE

Mes recherches ont porté exclusivement sur des mâles adultes de *Triton cristatus* Laur., provenant d'Italie ou des environs de Genève. Tous les animaux possédaient une crête dorsale, bien développée.

La première opération consiste à enlever un rectangle de peau et de muscles dans la région du dos (fig. 1, *a*). Les dimensions du volet découpé varient avec la taille de l'animal (env. 6-8 mm. de large et 10-12 mm. de long).

La peau du dos est enlevée ainsi que tous les muscles et le mésenchyme sous-jacent, jusqu'aux vertèbres. La région avoisinant la ligne médiane est soigneusement nettoyée. Dans quelques cas la partie dorsale de la lame cartilagineuse du scapulum a été partiellement sectionnée. Deux morceaux de peau, morphogénétiquement neutre, sont greffés en aval et en amont de la plaie (fig. 1, *b*). Cette précaution est indispensable, car si on enlève simplement un carré ou un rectangle de peau, il se fait une régénération préférentielle du territoire de la crête, qui réduit fortement la région utilisable. Par contre la greffe favorise la cicatrisation latérale (fig. 1, *b*) en inhibant totalement la croissance de l'épithélium de la crête et en

retenant les éléments mésenchymateux de la région médiane, pour sa propre reprise.

Après l'opération, les animaux sont gardés en sacs stériles à fond humide, pendant 20 jours, puis remis dans l'eau. La cicatrisation progresse rapidement, la région dénudée étant remplie par

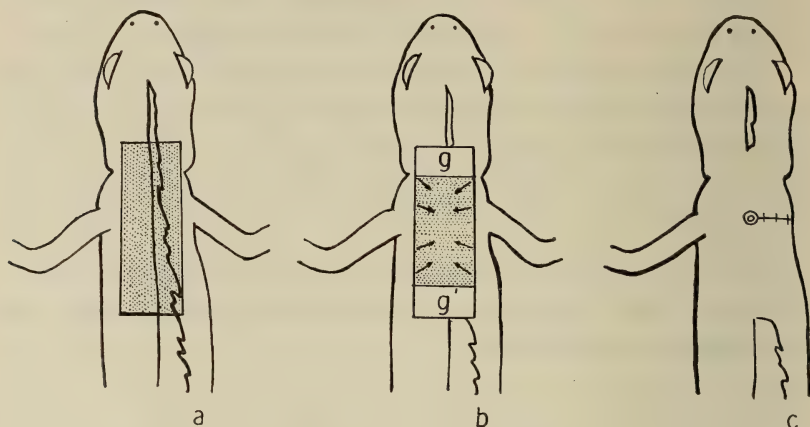


FIG. 1.

- a) et b) Schéma montrant l'opération de suppression du territoire crête; a: 1<sup>er</sup> temps; en pointillé le rectangle de muscle et de peau enlevé. b: 2<sup>e</sup> temps; gg' = greffes cutanées; en pointillé la région laissée à nu. Les flèches indiquent la direction du processus de cicatrisation.  
c) Schéma montrant l'opération de la déviation du nerf chez un triton ayant subi au préalable la suppression du territoire crête.

du tissu fibreux. Finalement, de la peau pigmentée de provenance latérale (fig. 1, b) vient recouvrir la plaie. Deux mois après l'opération, il n'y a pas trace de crête à l'endroit opéré. La peau y est mince, lisse, sans dessin pigmentaire; les glandes cutanées sont rares, petites.

La seconde opération, effectuée trois à six mois après la première, consiste en la déviation d'un tronc nerveux qu'on fait aboutir sur la ligne médio-dorsale (fig. 1, c). La technique opératoire est celle employée par GUYÉNOT et ses élèves (GUYÉNOT et SCHOTTÉ, 1926; BOVET, 1930; GUYÉNOT et PONSE, 1930).

Les animaux sont observés régulièrement et les progrès des bourgeons qui se forment sont notés et dessinés. Avant la fixation définitive, les animaux sont photographiés; les pièces, colorées *in toto* et éclaircies par la méthode de Spalteholz (modifiée par J. L. Perrot; JUGE, 1940) sont dessinées à la chambre claire.

## RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES

## A. EXPÉRIENCES DE CONTRÔLE.

Déviation simple du ou des nerfs brachiaux sur la ligne médio-dorsale.

8 opérations. Conformément aux observations de GUYÉNOT et SCHOTTÉ (1926), tous ces animaux présentent sur déviation une réaction « crête » typique, souvent plus élevée que le reste de la crête dorsale (pl. 2, fig. 8).

B. DÉVIATION SUR LA LIGNE MÉDIODORSALE,  
APRÈS SUPPRESSION DU TERRITOIRE CRÊTE.

Sur 35 opérés, 29 survécurent à la première opération. 24 ont subi la déviation. Les 5 autres ont été gardés comme témoins, pendant toute la période d'activité sexuelle. Aucun d'entre eux n'a présenté la moindre trace de crête régénérée.

Des 24 animaux ayant subi la déviation, 13 ont présenté une réaction; 2 n'en ont montré aucune, 5 sont morts prématurément et 4 sont encore en observation.

La façon dont ces 13 animaux ont réagi, a été très variable. Il convient, en premier lieu, de dégager un fait caractéristique. La déviation nerveuse produit, dans le tissu cicatriciel qui a pris la place de la crête, une réaction typique et qui ne s'observe jamais lorsque la déviation est faite dans les territoires crête ou patte antérieure normaux. Il y a formation, au bout d'une vingtaine de jours, d'un cône qui fait penser au début à un bourgeon de régénération. Toutefois, dans les dix jours qui suivent, la base de cette formation s'élargit considérablement; il en résulte une grosse protubérance hémisphérique dont les dimensions sont plus grandes que celles de n'importe quel bourgeon de régénération. Cette production demeure en cet état ou, dans certains cas, devient le siège de la formation, en un point limité, d'un véritable bourgeon de régénération aboutissant à une patte plus ou moins hypotypique. 5 de ces blastèmes formèrent par la suite des pattes ou des chimères.

Deux protubérances, une à l'état stationnaire et l'autre en évolution, ont été étudiées histologiquement par des coupes sériées. Je décrirai en détail les résultats concernant 7 des 13 animaux ayant réagi.

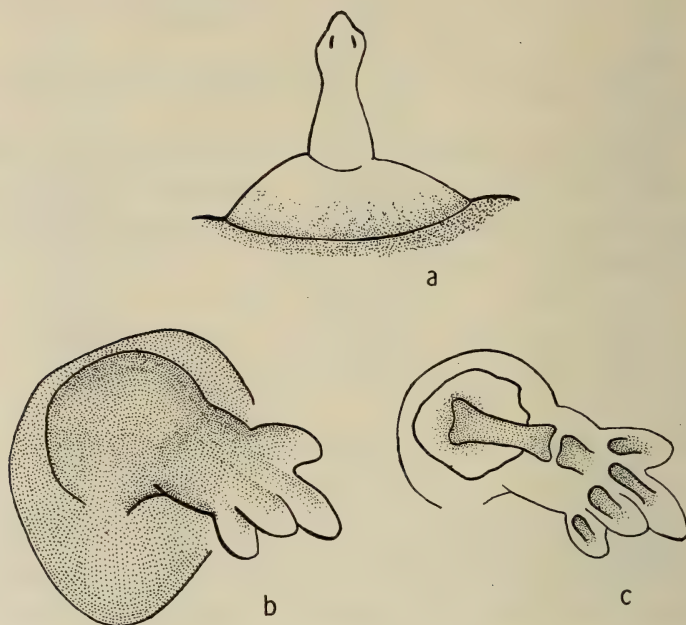


FIG. 2.

- a) Croquis montrant l'aspect du régénérat médiodorsal du n° 123, le 27 juin 1950 (vu de profil). La pigmentation est indiquée en pointillé.
- b) Dessin à la chambre claire du même régénérat vu d'en haut, le 24 août 1950 ( $\times 9,5$ ).
- c) Dessin à la chambre claire du squelette ( $\times 9,5$ ). En pointillé les parties cartilagineuses.

### *Triton n° 123.*

Le 17 janvier 1950, suppression du territoire crête entre les épaules. La cicatrisation se fait normalement et, trois mois après, l'animal présente à la place du rectangle musculo-cutané enlevé une cicatrice fibreuse à peau lisse, pigmentée en noir.

Le 4 mai 1950, déviation des nerfs brachiaux, supérieur et long inférieur gauches, sur la ligne médiodorsale. La patte gauche est amputée. Un mois après, sur le lieu de la déviation il y a un petit bourgeon blanc qui s'élargit rapidement en prenant la forme d'une protubérance caractéristique (cf. p. 564). Le 27 juin, du centre



de cette formation, dont les bords commencent à se pigmenter, émerge une palette blanche, située exactement sur l'axe sagittal et dirigée vers le haut (fig. 2, *a*). On distingue le début de différenciation de 3 doigts.

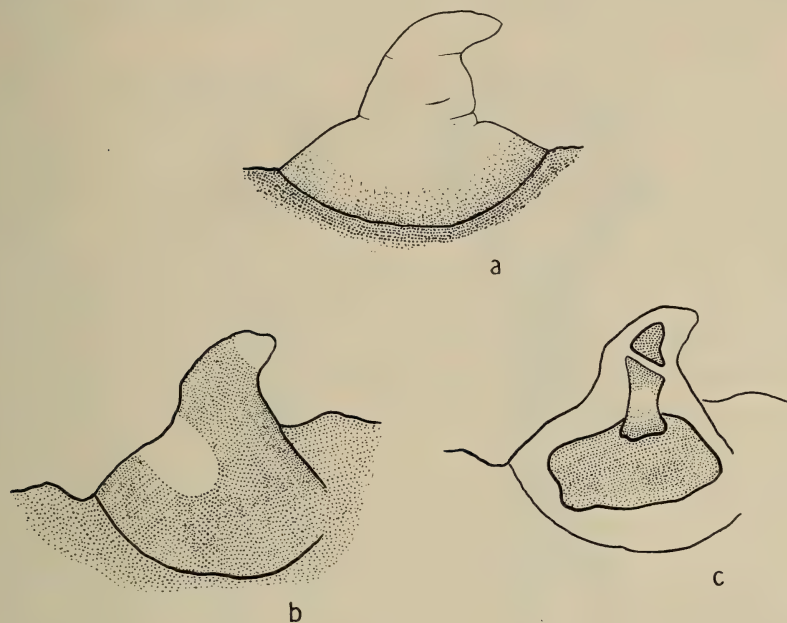


FIG. 3.

- a*) Croquis montrant l'aspect du régénérat hypotypique du n° 119, le 27 juin 1950 (vu de profil).
- b*) Dessin à la chambre claire du même régénérat, le 24 août 1950 ( $\times 9,5$ ). Les parties laissées en blanc sont pigmentées en jaune.
- c*) Dessin à la chambre claire du squelette interne du n° 119 ( $\times 9,5$ ).

Deux mois après, cette palette s'est transformée en une patte minuscule, dirigée en avant et qui, d'après la disposition des doigts est une patte gauche. Entre temps, toute la formation s'est déplacée légèrement du côté gauche.

L'animal est photographié (pl. 2, fig. 11 et 12); la patte est dessinée à la chambre claire (fig. 2, *b*) et fixée. L'étude du squelette montre que sur une base sphérique, ossifiée, s'insère une tige longue entièrement cartilagineuse. Cinq autres ébauches cartilagineuses représentent, sans doute, les futures phalanges des 4 doigts. Le doigt le plus long (troisième ?) en possède deux (fig. 2, *c*).

*Triton n° 119.*

Le 13 janvier 1950, suppression du territoire crête entre les épaules. Cicatrisation normale (cf. n° 123). Le 4 mai 1950, on dévie le nerf brachial long inférieur droit sur la ligne médio-dorsale.

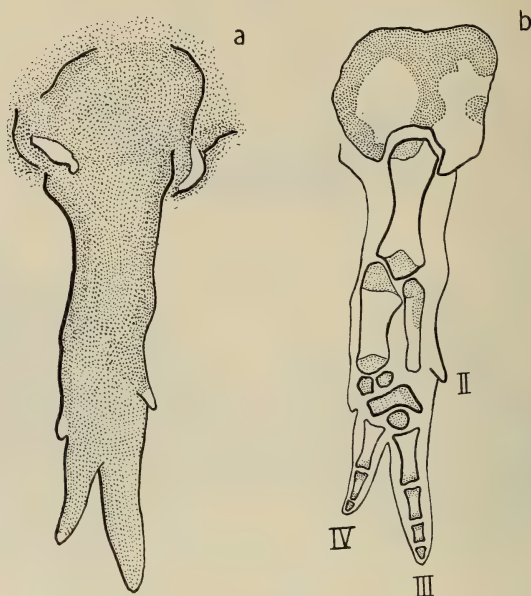


FIG. 4.

Dessins à la chambre claire du régénérat médiodorsal du n° 122 ( $\times 9,5$ ).  
*a*) Aspect extérieur; les portions de crête régénérées et pigmentées en jaune sont laissées en blanc.

*b*) Squelette. II: 2<sup>e</sup> doigt, III: 3<sup>e</sup> doigt, IV: 4<sup>e</sup> doigt.

L'évolution du bourgeon formé est analogue à celle du cas précédent. Le 2 juin, il y a un cône blanchâtre sur déviation. Le 27 du même mois et sur la ligne médio-dorsale, apparaît un appendice crochu, dirigé en avant (fig. 3, *a*) qui reste sans évolution pendant deux mois et se pigmente. Le 24 août, quand l'animal est photographié (pl. 2, fig. 9 et 10) et fixé, la formation hypotypique présente par endroits une pigmentation jaune (fig. 3, *b*). Réaction atténuée de crête? L'étude du squelette montre que sur une large base cartilagineuse qui probablement est équivalente au scapulum, s'insèrent deux pièces cartilagineuses (fig. 3, *c*).

*Triton n° 122.*

Le 17 janvier 1950, suppression du territoire crête entre les épaules; cicatrisation normale. Le 1<sup>er</sup> mai, déviation des nerfs brachiaux supérieur et inférieur gauches sur la ligne médio-dorsale. Le 9 mai, on aperçoit déjà sur la déviation un bourgeon rougeâtre qui évolue en une protubérance hémisphérique caractéristique (20 mai). La peau cicatricielle tend à envahir le bourgeon. On l'enlève en pratiquant autour une dénudation semilunaire (2 juin). Le 27 juin, la protubérance s'est fortement accrue et se pigmente en noir; de son côté droit sort une palette avec l'indication de 3 doigts. Il s'agit d'un membre droit d'après l'ordre d'apparition des doigts. Le 24 août, cette palette s'est différenciée en une patte à trois doigts qui prend naissance sur la ligne médio-dorsale de l'animal. En amont et en aval de ce membre s'est formée une portion de crête, à pigmentation caractéristique, indiquant que le territoire crête a persisté et a réagi à la déviation, simultanément avec le territoire patte.

L'animal est photographié (pl. 2, fig. 13) et la chimère est dessinée à la chambre claire (fig. 4). La structure interne est reproduite à la figure 4, *b*. Sur une lame ostéo-cartilagineuse, qui est un scapulum néoformé, s'articule l'humérus. Font suite les os du zeugopode, quatre pièces cartilagineuses représentant le squelette du carpe, les métacarpiens et phalanges des doigts 3 et 4. Le deuxième doigt n'avait pas de squelette.

*Triton n° 145.*

Suppression du territoire crête entre les épaules le 9 février 1950. Après cicatrisation et pigmentation de la plaie, on pratique la déviation des nerfs brachiaux droits, supérieur et inférieur



FIG. 5.

Croquis montrant l'évolution du régénérat du n° 145.

*a)* le 20 mai 1950. *b)* le 27 juin 1950. Tous les deux vus de profil, du côté droit.

(2 mai 1950). Le 20 mai, on aperçoit sur la déviation un petit cône blanc qui évolue en un gros bourgeon rouge (protubérance caractéristique); sur sa face droite se différencie une palette avec l'indication de 4 doigts (fig. 5, *a*). Mais cette palette régresse et se réduit le 27 juin à un seul doigt crochu, tandis que la protubérance se pigmente (fig. 5, *b*) et reste arrondie; aucune réaction du territoire crête.

*Triton n° 90.*

Le 21 septembre 1949, suppression du territoire crête, sans que des greffes inhibitrices soient faites. Régénération préférentielle de la crête, de sorte que les deux portions de crête qui ont poussé tendent à se joindre et ne laissent qu'un petit espace libre sur la ligne médio-dorsale. Le 13 février 1950, on dévie à cet endroit les branches III et IV du plexus brachial droit. Le membre correspondant, désinnervé, commence à s'infecter et on l'ampute le 27 février. Le 3 mars 1950, il y a sur la déviation un petit cône (fig. 6, *a*) qui reste sans évolution pendant un mois. Pour empêcher son étouffement par la peau cicatricielle, on fait autour une double dénudation semilunaire, le 15 mars 1950.

Le 14 avril, c'est-à-dire deux mois après la déviation, on voit une double formation (fig. 6, *b*) qui est constituée en avant par une réaction « crête » pure, légèrement déviée du plan médian et en arrière par une formation atypique qui donna par la suite naissance à une chimère. Ces deux formations sont pigmentées en noir; le 2 juin, environ 4 mois après l'opération, la crête induite s'est bien développée; entre ses deux portions, on aperçoit une palette rougeâtre, à trois doigts, dirigée en arrière (fig. 6, *c*); le tout (crête et palette) s'élève sur une base hémisphérique, mais qui, ici, est apparue après la réaction crête, tandis que dans tous les autres cas, c'est elle qui constituait la réaction primaire.

Le 8 juin, la palette présente déjà 4 doigts (fig. 6, *d*) et, d'après l'ordre de leur apparition, il s'agit d'une patte gauche. Le 27 juin, la palette se pigmente entièrement, prend une forme grossièrement sphérique, d'où émergent deux doigts très courts (fig. 6, *e*). Il s'est donc produit une régression. La néoformation « crête » se pigmente en jaune. L'animal est photographié le 24 août 1950 (pl. 2, fig. 7) et la chimère formée dessinée à la chambre claire (fig. 6, *f*). La structure interne du régénérat (fig. 6, *g*) montre que la base hémisphérique



est ici constituée par un os long, disposé transversalement. Les deux doigts ne montrent que des vestiges de cartilage à leur

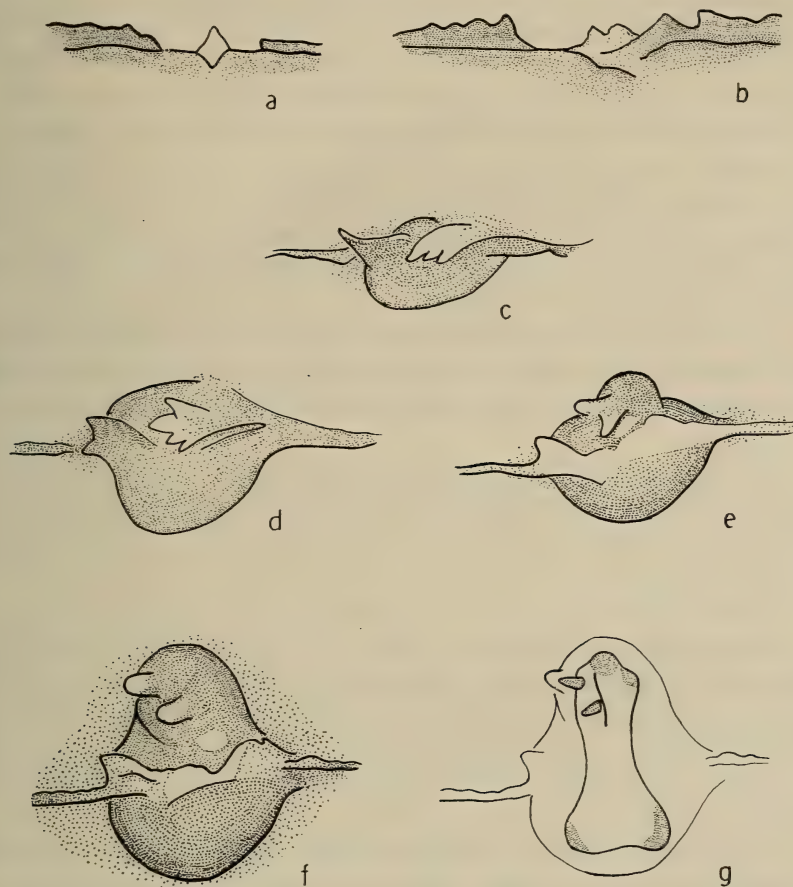


FIG. 6.

a)-e) Croquis montrant l'évolution du régénérat en chimère, du n° 90. a) le 3 mars 1950; b) le 14 avril; c) le 2 juin; d) le 8 juin; e) le 27 juin 1950, avec en blanc la portion de la crête pigmentée de jaune: (a et b vus de profil, c, d et e vus d'en haut). f) et g) Dessins à la chambre claire de l'état définitif de cette formation ( $\times 9,5$ ). f: aspect extérieur; g: squelette.

intérieur. Un régénérat s'était donc formé, mais il fut rapidement arrêté dans sa différenciation externe, tandis qu'à l'intérieur, une ébauche osseuse put se différencier. Ce cas constitue donc une chimère de crête et de patte atypique.

*Triton n° 97.*

Le 27 octobre 1949, suppression du territoire crête entre les épaules. L'animal cicatrise très bien cette plaie et, en janvier 1950, la région est recouverte de peau pigmentée. On dévie le 16 février 1950 la branche III du plexus brachial droit sur la ligne médio-dorsale. Le 27 du même mois, on aperçoit déjà sur la déviation un petit cône que la peau cicatricielle ne tarde pas à recouvrir; on pratique deux dénudations annulaires autour du cône, en l'espace d'un mois; on enlève même tout le revêtement cutané du bourgeon dans l'espoir d'amorcer une évolution. Mais ces tentatives restent sans succès.

Le 8 juin, la formation d'aspect hémisphérique présente 2,5 mm de diamètre à la base et une hauteur de 1,5 mm. On dessine les contours à la chambre claire et on fait le prélèvement du régénérat.

Le 19 juin, dix jours après le prélèvement, il se forme en place une protubérance, identique à la précédente et qui se pigmente rapidement.

*Triton n° 149.*

Suppression du territoire crête, le 9 février 1950. Déviation des nerfs brachiaux droits, supérieur et inférieur, le 2 mai 1950. Un mois après, il se forme sur la déviation un gros bourgeon hémisphérique qui présente en plus un début de blastème à sa partie supérieure. Prélèvement et fixation de la formation le 8 mai.

Les protubérances de ces deux derniers cas ont été fixées au Bouin et les coupes sériées (6  $\mu$ ) colorées à l'hémalum-éosine.

Celle du n° 97 (pl. 2, fig. 14) est recouverte d'un épithélium mince. En dessous, une masse de tissu conjonctif lâche, avec de rares fibroblastes; absence presque complète de glandes cutanées. La vascularisation est pauvre, mais elle ne fait pas complètement défaut. Les espaces interstitiels sont remplis d'un liquide muqueux. On ne voit pas sur les coupes de traces du nerf dévié.

Dans le n° 149, le prélèvement ayant été fait à un stade beaucoup plus jeune, la protubérance a la dimension d'un très gros bourgeon (pl. 2, fig. 15). L'épithélium est plus mince que celui du n° 97, mais il présente un épaississement caractéristique qui serait

l'origine d'un blastème. Le reste a tout à fait l'aspect du cas précédent avec la différence que le nerf dévié est ici bien visible et pénètre profondément dans la masse conjonctive, s'approchant de l'épithélium.

## DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

### 1° *Y a-t-il eu ablation totale du territoire crête ?*

On ne peut prendre en considération que les cas où une cicatrisation à partir des zones de la crête, restées en avant et en arrière de la dénudation, a été bloquée par une greffe de tissu neutre. Dans ces cas, la nappe de recouvrement ne peut provenir que des territoires pattes, bien que des éléments mésenchymateux régionaux profonds puissent persister et éventuellement se multiplier.

Le résultat de mes expériences n'est naturellement valable que pour le point stimulé par le nerf dévié, toujours situé sur la ligne médio-dorsale, c'est-à-dire là où le pouvoir de régénération de la crête est maximum. Sur 13 animaux, dont 7 décrits, 9 n'ont présenté aucune trace de régénération de crête, alors que, dans les conditions normales, la déviation faite en des points similaires provoque toujours cette néoformation. Dans l'animal 90, il y eut une formation de crête, mais la prolifération à partir des portions de crête, situées en avant et en arrière du territoire extirpé, a certainement participé à la formation de la cicatrice, car les greffes inhibitrices de peau neutre n'avaient pas été effectuées. Dans l'animal 122, on ne peut invoquer qu'une intervention d'éléments mésenchymateux profonds de la crête. Dans un cas (n° 119) bien qu'il n'y ait pas eu néoformation de crête, je notai cependant une pigmentation jaune locale de la patte hypotypique obtenue. La signification de cette pigmentation est incertaine. Chez la larve et chez la femelle, la région de la crête est représentée par une ligne pigmentée de jaune, ce qui n'est pas le cas chez les mâles. Toutefois, chez les mâles normaux ou opérés, où la déviation du nerf provoque une néoformation de crête, celle-ci est toujours plus ou moins pigmentée de jaune, comme chez les femelles. L'apparition de plages jaunes sur un régénérat de patte pourrait donc indiquer une migration ou une action inductrice d'éléments mésenchyma-

teux profonds ayant échappé à l'ablation et réalisant une sorte de chimère à l'échelle histologique.

### 2° *Réaction spécifique du tissu cicatriciel.*

Dans tous les cas, la réaction du tissu cicatriciel à l'action excitatrice du nerf a été la formation d'une sorte de tumeur, anormalement large et grosse, formée d'un épithélium mince, recouvrant une masse de tissu conjonctif lâche, avec rares fibroblastes, pauvrement vascularisée et dont les interstices sont remplis par du tissu analogue à celui du lophoderme, si bien que le tissu rappelle un mésenchyme embryonnaire. Sous l'épithélium, les glandes manquent presque entièrement. Dans quatre cas, dont les nos 97 et 149, la réaction a été limitée à la production de cette formation conjonctive atypique. Il est difficile d'établir les causes de cette réaction spéciale. Elle ne traduit pas un affaiblissement extrême des territoires pattes devenus adjacents, car la saillie obtenue est plus grosse que n'importe quel bourgeon de régénération. On serait plutôt enclin à penser que la cicatrisation a amené une modification dans la proportion des éléments histologiques constituant normalement le territoire de régénération de la patte. Ce qui est certain c'est qu'il s'agit d'éléments de ce territoire car c'est à partir de cette tuméfaction conjonctive anormale que se forme, lorsque cela a lieu, un véritable régénérat de patte.

### 3° *Régénérats de patte.*

Dans cinq cas, il s'est en effet formé secondairement, sur la tumeur réactionnelle initiale, un bourgeon qui a donné une patte simple. Dans deux cas, la patte était gauche; dans un, elle était droite; les autres sont restées trop rudimentaires pour que leur orientation puisse être déterminée. Ces pattes sont toujours restées petites. Il est remarquable qu'il y ait eu, dans deux cas, néoformation d'un scapulum plus ou moins rudimentaire (intervention du mésenchyme profond) alors que ce résultat est exceptionnel dans les pattes surnuméraires obtenues après déviation d'un nerf dans le territoire de la patte. Le nombre des cas est trop petit pour que l'on puisse tirer des conclusions précises mais c'est un fait que la participation des territoires droit et gauche à la formation de la nappe de recouvrement n'a pas provoqué de duplication.



#### 4<sup>o</sup> Quels éléments sont déterminants ?

ROSE a cru pouvoir tirer de ses recherches la conclusion que ce serait la couche épidermique qui constituerait la majeure partie du blastème. Cette opinion est en accord avec les vues de GODLEWSKI (1928) (voir aussi POLEZAJEW et FAWORINA, 1935; JEFIMOFF, 1931-1933).

La question de la localisation du pouvoir déterminant au point de vue morphogénétique reste ouverte. Cependant, les expériences de GUYÉNOT, sur le lézard, tendent à l'attribuer au tissu conjonctif, ainsi que celle de WEISS, qui a remplacé la peau du bras par du poumon, ce qui a montré que l'épiderme, en tout cas, n'est pas déterminant (voir aussi METTETAL, 1939; TAUBE, 1921, 1923 et THORNTON, 1942).

L'histoire de l'animal 122 qui a régénéré une chimère de patte et crête, bien que les éléments épidermiques de la crête soient certainement absents, est en faveur de l'opinion qui attribue au mésenchyme le pouvoir déterminant, en ce qui concerne la morphologie réalisée.

#### AUTEURS CITÉS

- 1922. ARON, M. *Définition et classification des caractères sexuels des Urodèles*. C. R. Soc. Biol., 87, pp. 246-48.
- 1922. ——— *Conditions de formation et d'action de l'harmozone testiculaire chez les Urodèles*. *Ibid.*, pp. 248-250.
- 1936. BEAUNE, A. et FALK, R. *Action de l'hormone mâle sur les caractères sexuels du triton crêté (Test d'identification de l'hormone mâle)*. C.R. Soc. Biol., 122, pp. 721-723.
- 1930. BOVET, D. *Les territoires de régénération*. Rev. Suis. Zool., 37, pp. 83-145.
- 1910. BRESKA, G. *Experimentelle Untersuchungen über die secundären Sexualcharaktere der Tritonen*. Arch. Entw. Mech., 29, pp. 403-431.
- 1946. DINICHERT, J. et GUYÉNOT, E. *Etude sur un territoire de régénération chez le Triton*. I. *Détermination des territoires*. II. *Conditions d'apparition de la duplication dans les membres surnuméraires*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, pp. 14-18.

1936. FLEISCHMANN, W. und KANN, S. *Wirkung des Testosterons auf das Wachstum des Kammes von Triton cristatus*. Pflüger's Arch. ges. Phys., 237, pp. 517-518.
1928. GODLEWSKY, E. *Untersuchungen über Auslösung und Hemmung der Regeneration beim Axolotl*. Arch. Entw. Mech., 114, pp. 108-143.
1926. GUYÉNOT, E. et SCHOTTÉ, O. *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux*. C. R. Soc. Biol., 34, pp. 1-53.
1927. GUYÉNOT, E. *La perte du pouvoir régénérateur des Anoures étudiée par les hétéogreffes et la notion des territoires*. Rev. Suis. Zool., 34, pp. 1-53.
1927. — *Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles: Détermination et potentialités des régénérats*. Rev. suisse Zool. t. 34, pp. 127-154, 10 fig.
1930. — et PONSE, K. *Territoires de régénération et transplantations*. Bull. Biol. Fr. Belg. LXIV, pp. 251-287.
1948. —, DINICHERT-FAVARGER, J. et GALLAND, M. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du triton*. Rev. Suis. Zool., 55, Fasc. suppl. 2.
1931. JEFIMOFF, M. I. *Die Materialien zur Erlernung der Gesetzmässigkeit in der Erscheinungen der Regeneration*. Z. exp. Biol. 7 (en russ.) cité par POLEZAJEW et FAWORINA.
1933. — *Die Rolle der Haut im Prozess der Regeneration eines Organs beim Axolotl*. Z. Biol. 2 (en russ.) cité par POLEZAJEW et FAWORINA.
1940. JUGE, J. *Les potentialités morphogénétiques des segments du membre dans la régénération du Triton*. Rev. Suis. Zool., 47, p. 74.
1908. KAMMERER, P. *Regeneration secundären Sexualcharaktere bei den Amphibien*. Arch. Entw. Mech., 25, pp. 82-124.
1926. MILOJEVIC, B. D., GRBIC, N. et VLATKOVIC, B. *Provocation expérimentale du développement local de la crête médiane chez les Tritons*. C. R. Soc. Biol., 95, pp. 984-986.
1939. METTETAL, C. *La régénération des membres chez la Salamandre et le Triton*. Arch. Anat. Hist. Embr., XXVIII, pp. 1-124.
1935. POLEZAJEW, L. W. und FAWORINA, W. N. *Ueber die Rolle des Epithels in den anfänglichen Entwicklungsstadien einer Regenerationsanlage der Extremität beim Axolotl*. Arch. Entw. Mech., 133, pp. 701-727.
1948. ROSE MERYL, S. *Epidermal dedifferentiation during blastema formation in regenerating limbs of Triturus viridescens*. J. of Exp. Zool., 108, pp. 337-361.

1921. TAUBE, E. *Regeneration mit Beteiligung ortsfremder Haut bei Tritonen*. Arch. Entw. Mech., 49, pp. 269-315.
  1923. ——— *Ueber die histologischen Vorgänge bei der Regeneration von Tritonen mit Beteiligung ortsfremder Haut*. Arch. microsk. Anat. u. Entw. Mech., 98, pp. 98-120.
  1942. THORNTON, C. S. *Studies on the origin of the regeneration blastema in Triturus viridescens*. J. of Exp. Zool., 89, pp. 375-389.
  1927. WEISS, P. *Die Herkunft der Haut im Extremitätenregenerat (Versuche mit Hautprothese aus Lunge bei Triton cristatus)*. Arch. Entw. Mech., 109, pp. 584-610.
-

## EXPLICATION DE LA PLANCHE 2

- FIG. 7: Photographie du n° 90. ( $\times 2$ )
- FIG. 8: Photographie du n° 183. ( $\times 2$ )
- FIG. 9: Photographie du n° 119. ( $\times 2$ )
- FIG. 10: Photographie du même régénérat. ( $\times 6$ )
- FIG. 11: Photographie du n° 123. ( $\times 2$ )
- FIG. 12: Photographie du même régénérat. ( $\times 6$ )
- FIG. 13: Photographie du n° 122 ( $\times 2$ ) cc' = limites de l'ancienne crête.
- FIG. 14: Photographie d'une coupe transversale de la protubérance du n° 97. ( $\times 38$ )
- FIG. 15: Photographie d'une coupe transversale de la protubérance du n° 149. ( $\times 38$ ) n = nerf dévié.





Fig. 7



Fig. 8



Fig. 10



Fig. 12



Fig. 9



Fig. 11

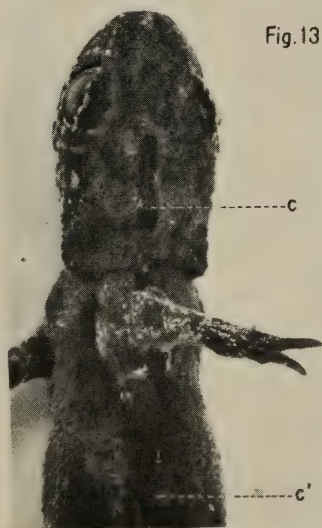


Fig. 13

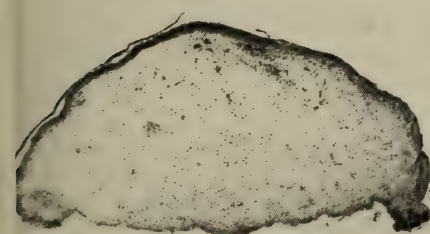


Fig. 14

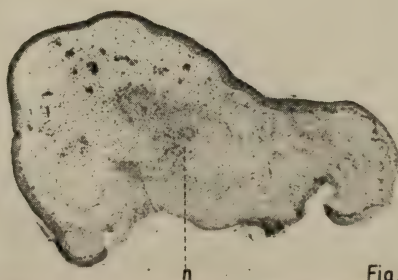


Fig. 15



# Zytologische und histochemische Untersuchungen an diploiden und haploiden Keimen von *Triton alpestris*

von

**H. U. MORGENTHALER**

Mit 3 Textabbildungen und 6 Tabellen.

## INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
I. Einleitung und Problemstellung . . . . .	572
II. Material und Technik . . . . .	573
III. Über den Zeitpunkt der Entkernung . . . . .	574
IV. Die Entwicklungsfähigkeit der haploiden Keime . . . .	575
A. Übersicht über das Material . . . . .	575
B. Die Kernverhältnisse in haploiden Keimen . . . .	577
V. Der Nukleinsäuregehalt in diploiden und haploiden Triton- Keimen auf Grund histochemischer Methoden . . . .	578
VI. Der Dottergehalt und Dotterabbau in diploiden und hap- loiden Triton-Keimen . . . . .	584
A. Einleitung . . . . .	584
B. Problemstellung und Methode . . . . .	586
C. Grösse und Verteilung der Dotterkörner . . . .	587
a) In den Eiern . . . . .	587
b) Grösse und Verteilung der Dotterkörner in den verschiedenen Entwicklungsstadien von diploiden und haploiden Keimen . . . . .	594
D. Die Dottermasse in bestimmten Bereichen . . . .	595
E. Der Abbau des Dotters . . . . .	596
F. Dotterabbau und Differenzierung . . . . .	597

VII. Über die Lebensfähigkeit subhaploider Zellen im Transplantat . . . . .	597
VIII. Zusammenfassung . . . . .	598
IX. Literaturverzeichnis . . . . .	601

## I. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG <sup>1</sup>

Künstlich erzeugte haploide Molchkeime, wie sie erstmals von SPEMANN (1914) erhalten wurden, stellen die Entwicklung in verschiedenen Stadien ein und sterben ab. (Zusammenfassung bei FANKHAUSER 1945 a). Viele Autoren, die von verschiedenen Amphibienarten haploide Eier herstellten, bestätigen das frühe Absterben der Keime mit nur einem Chromosomensatz. In Verbindung mit gesunden diploiden Wirten leisten aber haploide Gewebe der gleichen Art bedeutend mehr (HADORN 1937, BALTZER 1947).

FANKHAUSER (1937, S. 12 ff, 1945 a S. 53) diskutiert die von verschiedenen Autoren gemachten Hypothesen über die Ursachen der verminderten Lebensfähigkeit haploider Keime. Keine der Hypothesen vermag indessen das Absterben der Merogone genügend zu erklären. Doch ist es sehr wahrscheinlich, dass die Kern-Plasmadisharmonie eine Rolle spielt (BRIGGS 1949) und dass der Stoffumsatz der Zelle wesentlich von den Leistungen des Kernes abhängt (BRACHET 1947 a).

In der vorliegenden Arbeit werden an *Triton alpestris* zwei Fragen untersucht, die sich für diploide und haploide Keime stellen:

1. Der Nukleinsäure-Gehalt in frühen Entwicklungsstadien. Dazu verwendete ich die von BRACHET (1941 a, b) beschriebene Methode zum Nachweis der Ribonukleinsäure.
2. Der Dotterabbau in frühen Entwicklungsstadien.

---

<sup>1</sup> Für die Überlassung der hier behandelten Probleme danke ich meinen verehrten Lehrern, den Herren Prof. F. E. Lehmann, Prof. F. Baltzer und Pd. S. Rosin. Prof. Lehmann verdanke ich insbesondere die Einführung in die histochemische Technik und Untersuchung (Kap. V), ihm und Dr. Rosin weitgehende Hilfe bei der Untersuchung des Dottergehaltes (Kap. VI).



Schliesslich sind in einem Anhang noch einige Ergebnisse über subhaploide Zellen in Transplantaten besprochen. Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1947 und 1948 durchgeführt.

## II. MATERIAL UND TECHNIK

Die Vorarbeit für die eben genannten Untersuchungen ist die Herstellung von Haploiden. Sie geschah nach der Methode von CURRY-STAUFFER (STAUFFER 1945) durch Anstechen der Eihaut und Absaugen des mütterlichen Kernmaterials. 1948 wurde von mir mit der Hand nur noch die Pipette aufgesetzt, während das Saugen mit dem Mund geschah. Zur Ausschaltung von Schwankungen der Luft wurde eine Saugflasche zwischen Mund und Pipette eingeschaltet.

Zur Schonung der Tiere wurde auf eine künstliche Befruchtung verzichtet. Es wurden ca. 120 Tiere der Art *Triton alpestris*, teils aus der Umgebung von Bern, teils aus Graubünden, in einem grossen Aquarium gehalten. Die Eier wurden während der maximalen Legetätigkeit meist alle zehn Minuten von den Wasserpflanzen oder Gräsern im Aquarium abgelesen und dann zu verschiedenen Zeiten operiert (s. Kap. III). Die Aufzucht der Keime geschah in einem Thermostaten von 18° C. Die Hauptlegezeit ist nachts. Die Eiablage konnte in gewissem Grade gesteigert werden, wenn abends gefüttert wurde. Im ganzen wurden so 1071 Eier gewonnen und davon 715 operiert. 1948 lieferten die Bernertiere kein gutes Material. An einzelnen kalten Tagen waren fast alle Eier schlecht und unbrauchbar.

Die Keime wurden auf verschiedenen Stadien (GLAESNER 1 bis 30) in Zenker ohne Essigsäure fixiert und die Schnitte mit Hämalaun, Feulgen, Methylgrün-Pyronin oder Toluidinblau (z. T. in Verbindung mit Orange G und Azosäureschwarz) gefärbt. Wenn in einem Keim möglichst mehrere, mindestens aber eine Mitose mit 11 bis 13 Chromosomen gefunden wurde, bezeichnete ich den Keim als haploid. Entsprechend wurde bei ca. 24 Chromosomen auf Diploidität geschlossen. Beide Zahlen,  $n$  und  $2n$ , werden als euploid bezeichnet, als aneuploid dagegen diejenigen, deren Chromosomenzahl unter 12 oder zwischen 12 und 24 steht. Die

Grösse der Kerne und Fläche der Aequatorialplatte wurde nur aushilfsweise als Kriterium gebraucht.

### III. ÜBER DEN ZEITPUNKT DER ENTKERNUNG

STAUFFER (1945) hatte festgestellt, dass die Entkernung durch Anstechen und Absaugen bei Axolotl günstigere Resultate gibt, wenn gewartet wird, bis die zweite Reifeteilung vollendet und der Eivorkern in das flüssigere innere Eiplasma eingetreten ist.

Es stellt sich zunächst die Frage, ob dies auch für das *Tritonei* gilt (STAUFFER S. 240 und 242). Befruchtete Eier wurden hierfür in verschiedenen langen Abständen nach ihrer Ablage fixiert und auf die Kernverhältnisse untersucht. Der zweite Richtungskörper wird bei 18° C. im *Tritonei* 60 bis 70 Minuten nach der Eiablage am animalen Pol abgeschnürt. Die Vereinigung des Eivorkerns mit dem Spermakern hängt weitgehend davon ab, wie weit letzterer zum Eivorkern zu wandern hat. Auf alle Fälle muss die Entkernung, durch die der Eikern vor seiner Vereinigung mit dem Spermakern entfernt wird, innerhalb der ersten zwei Stunden nach der Eiablage vorgenommen werden (Zucht bei 18° C.).

TABELLE 1.

*Haploide Entwicklung bei Eiern von Axolotl und Triton alpestris bei verschiedenen Entkernungszeiten.*

Die Prozentzahlen beziehen sich auf die Gesamtzahl der operierten Eier. Es wurden nur Eier mit bekannter Stechzeit gerechnet.

	Zeit nach Eiablage in Minuten	Operierte Eier = 100 %	Gefurcht %	Diploid %	Haploid %	Aneuploid %
<i>Axolotl</i> (STAUFFER)	0-60	600	7,5	3	3	2
	100-180	121	32	1	22	21
<i>Triton</i> 1947	0-60	34	62	12 *	18	9
	70-120	131	63	23 *	9	4
<i>Triton</i> 1948	0-60	141	53	2	19	7
	70-120	311	55	2	15	6

\* Die hohe Anzahl diploider Keime 1947 rührt von mangelnder Übung in der Entkernungstechnik her.

Es wurden auch einige Experimente bei tieferer Temperatur (10° C.) gemacht. Die Schnittserien zeigten, dass hierdurch der Ablauf der zweiten Reifeteilung nur wenig verzögert wird: Abschnüren des zweiten Richtungskörpers 90 Minuten statt 60 bis 70 Minuten nach Eiablage. Die Wanderung des Eikerns aber wird wesentlich verlangsamt. So waren erfolgreiche Entkernungen bei 10° C. bis zu 5½ Stunden nach der Eiablage noch möglich. Von 19 so behandelten, operierten Keimen erwiesen sich alle 11 zytologisch untersuchten Keime als haploid. Technisch kann die Anwendung einer tieferen Temperatur eine Erleichterung bedeuten.

Zur Abklärung, ob eine spätere Entkernung bei *Triton* bessere Resultate ergibt, wurde die Operation bei einem Teil der Eier innerhalb der ersten, bei einer andern Gruppe erst während der zweiten Stunde nach der Eiablage vorgenommen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengestellt und mit den Zahlen von STAUFFER (l. c. S. 241) verglichen.

Die Tabelle zeigt, dass bei *Triton* kein Unterschied besteht zwischen frühen und späten Stechzeiten. Die statistische Prüfung, gemeinsam mit Dr. ROSIN durchgeführt, hat dies bestätigt. Der Prozentsatz an Haploiden bei *Triton* entspricht annähernd demjenigen von spät operierten Eiern bei *Axolotl*. Mein Ergebnis deckt sich mit mündlichen Angaben von Prof. HADORN, Zürich, über Herstellung haploider Keime bei *Triton taeniatus*.

Nach STAUFFER ist die Furchungsfähigkeit von haploiden Eiern, deren Entkernung spät vorgenommen wird, ungefähr viermal besser als bei sofort entkernten Eiern (Tabelle 1). Bei *Triton* ist ein solcher Unterschied nicht vorhanden. Möglicherweise hängt dies mit dem bei den beiden Arten stark verschiedenen Plasmavolumen zusammen. Der Durchmesser des *Axolotl*-Eis beträgt ungefähr einen Drittel mehr als der des Eies von *Triton alpestris*. (Vergl. FANKHAUSER 1930, S. 126, STAUFFER 1945, S. 242, 258.)

#### IV. DIE ENTWICKLUNGSFÄHIGKEIT DER HAPLOIDEN KEIME

##### A. ÜBERSICHT ÜBER DAS MATERIAL

Wie von mehreren Autoren beobachtet und von FANKHAUSER (1945 a S. 50 f) zusammenfassend dargestellt wurde, beginnen die



meisten haploiden Keime, verglichen mit Kontrolleiern desselben Weibchens, die Furchung mit Verzögerung. Da mein Material aus einer grösseren Tritonpopulation mit zahlreichen Weibchen gesammelt wurde, und da sich die normalen Eier verschiedener Mütter verschieden rasch zu furchen beginnen, lässt sich hier die Verzögerungszeit nicht genau erfassen. Im folgenden sind nur die *normal* furchenden Keime berücksichtigt.

Sobald die ersten Furchen durchschnüren, verläuft die Entwicklung bei Diploiden und Haploiden nahezu gleich, bei den Haploiden sogar etwas schneller, so dass der anfängliche Rückstand von etwas mehr als einem Teilungsschritt in der jungen Blastula aufgeholt ist. Diese hat also (wie auch die haploiden *Rana*-Blastulen, PORTER 1939 S. 239) kleinere Zellen als das entsprechende diploide Stadium. Bis zu diesem Stadium wurden 17 haploide Keime fixiert.

Auch die Gastrulation beginnen Diploide und normale Haploide ziemlich gleichzeitig, bei 18° C. ca. 29½ Stunden nach der Eiablage. Es wurden 20 Gastrulae fixiert.

Die Neurulation dagegen beginnen die Haploiden später als die Kontrollen. Der Rückstand vergrössert sich bis zum Zusammenschliessen der Neuralwülste. Schon hier kann man jedoch eigentlich nicht mehr von normalen Haploiden sprechen, da die Neuralplatte in den meisten Fällen deutlich kleiner ist als bei den Diploiden (vgl. STAUFFER S. 264, 272, 282). Auch während der Neurulation stellen viele haploide Keime die Entwicklung ein. 14 Neurulae wurden fixiert.

Im Schwanzknospenstadium konnten zwei Keime untersucht werden.

Die wenigen Keime, die sich bis zum Embryo entwickeln, leisten selten etwas Vollwertiges. Meine Tiere, die das Embryonalstadium erreichten, wurden wie folgt fixiert: Ein Tier GLAESNER 23, je zwei Tiere GLAESNER 26 und 28, ein Tier GLAESNER 30. Alle sahen schon äusserlich schlecht aus. In der Literatur sind nur zwei Fälle beschrieben, wo haploide Tritonmerogone bis zur Metamorphose oder über diese hinaus kamen: Ein *Triton taeniatus* (BALTZER 1922, FANKHAUSER 1936, 1937, 1938) und ein *Triton alpestris* (FISCHBERG 1944, 1945).

Nach BRIGGS (1949) sind haploide Tiere aus kleinen Eiern infolge des günstigen Kern-Plasma-Verhältnisses lebensfähiger als



Keime, die sich aus grossen Eiern entwickeln. Für meine Untersuchungen habe ich leider nicht besonders kleine Eier gewählt, sondern im Gegenteil eher grössere, da hier die Entkernung leichter exakt ausgeführt werden kann.

## B. DIE KERNVERHÄLTNISSE IN HAPLOIDEN KEIMEN

Wie SCHOENMANN (1938 S. 369 ff.) gezeigt hat, behalten die Kerne normaler diploider Tritonkeime bis ins Stadium der jungen Blastula die gleiche Grösse. Dagegen werden sie in der alten Blastula (und der nachfolgenden Gastrulation) rasch kleiner. Danach ist in diesem Stadium eine Veränderung im Kern-Plasma-Metabolismus zu vermuten, der sich in dieser Grössenabnahme ausdrückt. Auch bei den haploiden Keimen scheint in diesem Stadium eine besondere Veränderung vor sich zu gehen: Bis zur jungen Blastula sind die haploiden Kerne gleich gross wie die diploiden. Von der alten Blastula an haben sie dagegen nur mehr halbe Grösse. Dies gilt für *Axolotl* (STAUFFER 1945) wie für *Triton alpestris* (eigene Untersuchungen). Diese Unterschiede sind für Triton in Tabelle 2 zusammengestellt. Es wurden dabei einerseits

TABELLE 2.

Kerngrösse und Zellgrösse bei diploiden und haploiden Stadien von *Triton alpestris*.

Stadium	1. Anzahl Keime		2. Durchschnittl. Oberflächen der Kerne Durchmesser <sup>2</sup>		3. Durchschnittl. Kernzahl in gleichen animalen Bereichen	
	2n	n	2n	n	2n	n
64 Zellen . . . . .	1	1	425	389	1	1
Morula . . . . .	3	2	403	381	2	4
Junge Blastula . . .	2	3	187	177	28	26
Alte Blastula . . . .	7	7	111	60	19	28
Anfang Urmund . . .	7	9	82	49	20	30
Junge Gastrula * . .	5	7	53	29	28	47
Mittlere Gastrula . .	5	5	55	31	30	48
Alte Gastrula . . . .	3	4	56	32	38	70
Anfang Neurula (Urmund schlitzförmig) . . . . .	3	4	51	27	29	46

die Kerngrößen gemessen (Kolonne 2), andererseits wurde aus der Kerndichte die Grösse der Zellen erschlossen, indem die Kerne eines jeweiligen gleich grossen Bereiches am animalen Pol ausgezählt wurden (Kolonne 3). Die Werte zeigen eine erhebliche Variabilität; auch ist die Zahl der jungen Keime gering. Doch kommen die Unterschiede zwischen diploiden und haploiden Keimen im Verhalten der verschiedenen Stadien recht deutlich heraus. Bei je zwei diploiden und haploiden jungen Gastrulen (Gruppe \* der Tabelle) wurden die Grössen animaler Zellen auch direkt gemessen. Die Zellen der haploiden Keime haben hier genau die halbe Grösse der diploiden Zellen.

Auch BRIGGS (1949) hat in den haploiden Keimen eine Tendenz zur Herstellung des normalen Kern-Plasma-Verhältnisses festgestellt. Die einzelnen Organe und auch die Tiere bleiben aber trotz der Abnahme der Zellgrösse bei den Haploiden ungefähr von gleicher Grösse wie bei den diploiden Keimen. Die geringere Zellgrösse bei den Haploiden wird durch eine Zunahme der Zellenzahl kompensiert (ROTMANN 1942, FANKHAUSER 1945, a, b).

In späteren Stadien werden die Verhältnisse komplizierter, indem zum Teil die Oberflächen der diploiden Kerne doppelt so gross sind wie die der haploiden (Rückenmark, Chorda), zum Teil die Kernvolumina (Epidermis) (s. STAUFFER 1945).

## V. DER NUKLEINSÄUREGEHALT IN DIPLOIDEN UND HAPLOIDEN TRITONKEIMEN AUF GRUND HISTOCHEMISCHER METHODEN

Haploide homosperme *Triton*-Keime zeigen eine reduzierte Entwicklungsleistung. Die meisten sterben spätestens in der Embryonal- oder Larvenphase. Die Gründe für das Absterben sind noch nicht bekannt. Es kommen jedoch einzelne „Durchbrenner“ vor, d. h. Keime, die sich, nach Überwindung einer kritischen Phase, längere Zeit normal weiterentwickeln. Diese Unterschiede in der Vitalität könnten auf quantitativen Unterschieden im Gehalt wichtiger Stoffe, wie der Nukleinsäuren, beruhen, worauf schon BRACHET (Zusammenfassung 1947 a) mehrfach hingewiesen hat.

In diesem Abschnitt soll an den von mir untersuchten Andromerogonen von *Triton alpestris* festgestellt werden, ob Differenzen im Nukleinsäuregehalt gegenüber den diploiden Normalkeimen nachzuweisen sind. Hierfür wurden ausschliesslich histochemische Farbreaktionen angewandt, die heute als bewährt gelten können: Für den Nachweis der im Kern vorkommenden Thymo- oder Desoxyribonukleinsäure (DNS) die Färbung nach Feulgen, für die im Zytoplasma auftretende Ribonukleinsäure (RNS) die Färbungen mit basischen Farbstoffen nach BRACHET (1941 a, b), z. B. mit Pyronin- oder Toluidinblau.<sup>1</sup> Der haploide Keim und die Kontrolle sind auf dem gleichen Objektträger, um Färbungsunterschiede, die auf kleinen Schwankungen in der Behandlung beruhen könnten, zu vermeiden.

Die Desoxyribonukleinsäure (DNS) wird allgemein mit der Feulgenfärbung (ROMEIS, CONN) sichtbar gemacht (BRACHET 1940 a, 1944, MIRSKY 1947 u. a.). Bei haploiden Ganzkeimen bei *Rana fusca* und Keimen, die zur Hälfte diploid, zur andern Hälfte haploid sind, findet BRACHET (1944) in den haploiden Bereichen nur halb so grosse Kerne wie in den entsprechenden diploiden Bereichen. Dafür sind erstere doppelt so zahlreich, so dass der DNS-Gehalt in haploiden und diploiden Keimen zum mindesten nicht wesentlich verschieden zu sein scheint.

Um eventuelle Unterschiede im DNS-Gehalt zu erfassen, habe ich die Hydrolysedauer mit HCl variiert, um das Ausmass der Spaltungsprozesse zu verändern. Dabei zeigte sich, dass die Kerne jüngerer Stadien bis zur beginnenden Gastrula, die auch bei optimaler Reaktion nur schwach rot färbbar sind, nach mehr als 5 Minuten dauernder Hydrolyse ihre Färbbarkeit völlig verloren haben. Ältere Gastrulae und Neurulae konnten dagegen bis zu 7 Minuten hydrolysiert werden, ohne dass die Färbbarkeit der Kerne (bei gleicher Färbungszeit) wesentlich reduziert war. Dies deutet auf einen grösseren DNS-Gehalt in älteren Stadien hin. Doch lassen sich weder bei jüngeren noch bei älteren Stadien fassbare Differenzen im DNS-Gehalt der Kerne von diploiden gegenüber haploiden Keimen nachweisen.

Die Ribonukleinsäure (RNS), die hauptsächlich im Zytoplasma und Nukleolus vorkommt, wird mit der von BRACHET (1941 a, b) beschriebenen Technik nachgewiesen. Als basischen Farbstoff verwendete ich Toluidinblau, da dieses nur das basophile Zytoplasma, nicht aber den Dotter färbt (BRACHET, 1947 c). Der Beweis,

<sup>1</sup> TURCHINI (1947) beschreibt eine Methode zum Nachweis der Nukleinsäure auf Grund ihrer Zucker. Die an pflanzlichem Material gefundene Reaktion gelang indessen an meinen dotterreichen Keimen nie.



dass es sich bei dem basophilen Anteil des Zytoplasmas um RNS handelt, wird nach BRACHET durch Vorbehandlung von Schnitten desselben Keims mit dem Ferment Ribonuclease erbracht. In der Regel verlieren die mit dem Ferment behandelten Schnitte ihre Basophilie vollständig und erscheinen sehr blass im Vergleich mit den unverdauten gleichgefärbten Schnitten. Auf diese Weise hat BRACHET (1947 c) den RNS-Gehalt in normalen Keimen von einigen Amphibienarten und in haploiden Keimen von *Rana fusca* untersucht. In gut entwickelten, diploiden und haploiden Keimen findet BRACHET die gleichen Verhältnisse: im Laufe der Entwicklung bis zum Beginn der Zelldifferenzierung im jungen Embryo nimmt der RNS-Gehalt zu. Entwicklungsstadien vom Ei bis zur Blastula enthalten im animalen Endoplasma mehr RNS als im vegetativen. Die Gastrulae zeigen ein RNS-Gefälle von dorsal nach ventral. Durch die Ausbildung der Organanlagen wird dieses Gradientenmuster komplizierter. Die präsumptive Neuralplatte zeigt ein RNS-Gefälle von vorn nach hinten, während im darunterliegenden Chordamesoderm die RNS von hinten nach vorn abnimmt. Im Organisatorbereich sind die Zellwände stark blau gefärbt. In der Neurula und in späteren Stadien muss der RNS-Gehalt in den einzelnen Organanlagen für sich betrachtet werden; allgemeine Gradienten gibt es nicht mehr. Die Axialorgane synthetisieren viel Kernsäure, entsprechend ihrem verhältnismässig starken Wachstum. Parallel zum morphogenetischen Gradienten von YAMADA nimmt die RNS von dorsal nach ventral ab. Während der Mitose enthalten die Kerne mehr Nukleinsäure als in der Interkinese. In der Metaphase sind die Chromosomen am stärksten färbbar, während gleichzeitig das Plasma am hellsten ist. Es ist sehr wahrscheinlich, dass RNS aus dem Plasma in DNS umgewandelt werden kann. Keime, die sich schlecht entwickeln, und zwar sowohl diploide wie haploide, enthalten weniger RNS als normal entwickelte.

Bei der Untersuchung meines Materials hielt ich mich an die Vorschriften von BRACHET (1941 a, b). Als Verbesserung bewährte sich die Ausfällung des aus Pankreas gewonnenen Ferments aus der wässrigen Lösung mit Aceton. Der erhaltene honigartige Niederschlag wurde mit absolutem Alkohol getrocknet und pulverisiert. Das im Vakuum im Dunkeln während vier Monaten aufbewahrte Pulver war — in destilliertem Wasser aufgelöst — noch wirksam. Die von mir untersuchten Keime sind alle eine Stunde in Zenkers Gemisch ohne Essigsäure fixiert und nach der üblichen Methode zu Schnitten verarbeitet worden. Schnittdicke 10  $\mu$ . Nach 15 Minuten Färbung in Toluidinblau (Farblösung nach ROMEIS 1932 § 464) wurden alle Präparate gleich lang in 96% Alkohol differenziert und in Kanadabalsam eingebettet. Obschon alle Keime gleich behandelt wurden, färbten sie sich zum Teil verschieden.

Die Mehrzahl der Keime ist in Kernen und Plasma blau gefärbt, wenn auch teilweise nur schwach. Diploide und Haploide zeigen



die gleichen Verhältnisse wie die von BRACHET beschriebenen Keime: Die RNS-Abnahme von animal nach vegetativ kommt schon in den Eiern vor. Die Zellgrenzen sind nicht nur im Organisatorbereich RNS-haltig, sondern sie sind im ganzen Keim blau gefärbt, animal deutlicher als vegetativ. Allerdings sind die Zellgrenzen erst vom Stadium der Blastula an intensiver färbbar als das Zellplasma. Auch die von BRACHET in vielen, wenn nicht allen Zellen festgestellte Abnahme der RNS im Plasma während der Mitose fand ich erst vom Stadium der Blastula an und auch dann nicht in allen Zellen deutlich. In älteren Stadien (Embryo) scheint überhaupt kein Unterschied in der Färbbarkeit zwischen Mitoseplasma und Plasma in Zellen mit Ruhekern zu bestehen, trotzdem auch in diesen Keimen die Chromosomen in der Metaphase am stärksten gefärbt sind, d. h. am meisten Nukleinsäure enthalten. Die Nukleolen sind in den untersuchten jungen Stadien zum grössten Teil erst in Entwicklung begriffen und werden hier nicht berücksichtigt.

Einige Keime sind blau-grün oder blau-violett gefärbt. Das deutet auf saures, resp. alkalisches Milieu. GEROLA und VANNINI (1948, 1949) haben bei Pyronin-Methylgrün Schwankungen in der Färbung vermieden, indem sie in Pufferlösung färbten. Dieses Verfahren bewährte sich auch bei der Toluidinblau-Färbung. Doch hatte ich dafür nur noch wenige Keime zur Verfügung.

Schliesslich fand ich eine Anzahl diploider und haploider Keime, die sich anfänglich nicht oder nur schlecht färbten. Nach einiger Zeit zeigen indessen bei vielen dieser Keime die Schnitte, die am Rande des Deckglases liegen, eine intensive blaue Färbung. Hat eine nachträgliche Oxydation die aufgenommene Farbe sichtbar gemacht?

Während sich die verschiedenen Tönungen der Färbung durch technische Unzulänglichkeit erklären lassen, beruhen vielleicht die verschiedenen Farbinintensitäten auf einem Unterschied im RNS-Gehalt der einzelnen Keime. Da die Molcheier aus einer grossen Population stammen (vgl. S. 573), ist es sehr wahrscheinlich, dass sich die einzelnen Keime verschieden verhalten. GREGG (1948) hat z. B. im Carbohydratgehalt von *Rana sylvatica*-Eiern ebenfalls eine grosse Variabilität gefunden. Um einen eventuellen Unterschied im RNS-Gehalt festzustellen, untersuchte ich bei diploiden, haploiden und einigen Keimen mit grossen subhaploiden

Bereichen durch Variieren der Einwirkungszeit der Ribonuklease, — wie es SCHOPFER und ANKER 1949 ausgeführt hatten, — wie lange es dauert, bis alle RNS wegverdaut ist. Alle Präparate wurden mit der gleichen Fermentlösung gleichzeitig bei 65° C. behandelt.

TABELLE 3.

Stadium	Anzahl Keime		Alle RNS verdaut nach durchschnittlich	
	2n	n	2n	n
<i>Morula</i> . . .	1	1	5 Min.	5 Min.
<i>Blastula</i> . . .	1 und 5 Subhaploide	2	5 Min.	5 Min.
<i>Gastrula</i>				
Junge . . .	5	6	15 Min.	10—15 Min.
Alte . . .	4	4	15—20 Min.	15—20 Min.
<i>Neurula</i>				
Junge . . .	3	5	15—20 Min.	20 Min.
Alte . . .	3	4	15 Min.	15 Min.

Wie Tabelle 3 zeigt, ist die Verdauungszeit bei den entsprechenden diploiden und haploiden Keimen gleich. Bis zur Gastrulation enthalten die Keime wenig RNS, nach 5 Minuten ist alle verdaut. Bei den fünf gleichzeitig untersuchten Keimen mit subhaploiden Bereichen wurde die RNS ebenfalls gleich schnell abgebaut wie in diploiden Kontrollen und haploiden Keimen im gleichen Stadium. In älteren Stadien geht es länger bis alle RNS verschwunden ist, am längsten in der jungen Neurula. Aber auch hier enthalten diploide und haploide Keime im allgemeinen gleich viel RNS.

Bis zur alten Gastrula ist zuerst alle RNS aus dem Zellplasma wegverdaut und erst nachher diejenige aus den Zellgrenzen und Spindeln. Später ist es gerade umgekehrt; die RNS verschwindet zuletzt vollständig aus dem Endoplasma, so dass die Gradienten am längsten sichtbar bleiben. Im Endoplasma der dorsalen Achsenorgane ist jetzt, da dort das Wachstum am grössten ist, mehr RNS als in Spindeln und Zellgrenzen.

Die Lokalisation der RNS im Endoplasma ist von BRACHET (1944) und Mitarbeitern untersucht worden. Bei Amphi-

bienkeimen ist ca. 20 bis 40% der RNS an Granula gebunden, während der Rest „frei“, d. h. unabhängig von den Granula, zu sein scheint. Die Granula sind identisch mit den Chromidien von MONNÉ (1946). Die Chromidien sind durch RNS-freie Inter-

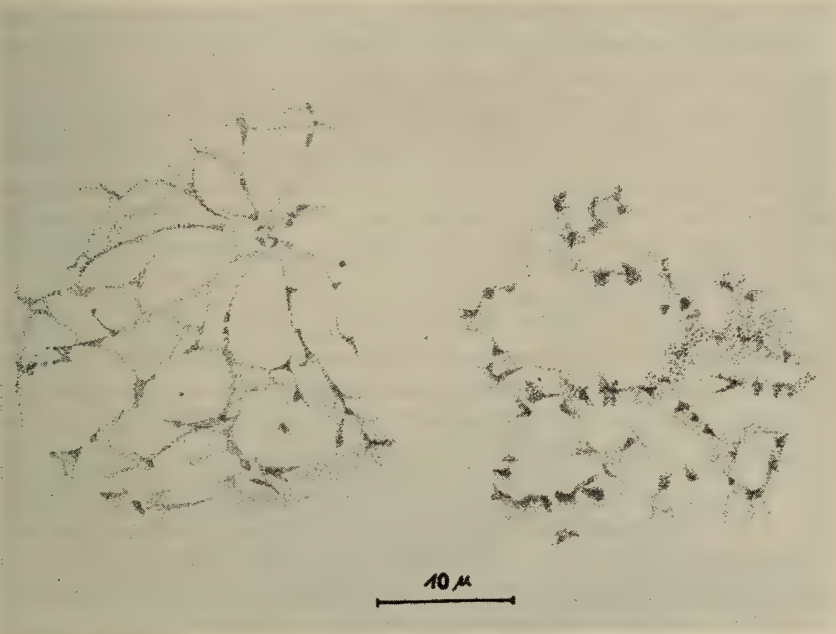


Abb. 1.

Abb. 2.

Abb. 1. — *Morula di 044*. Gut ausgebildete Plasmastränge, wie sie in gut entwickelten diploiden und haploiden Keimen vorkommen.

Abb. 2. — *Morula ha 044*. Plasma ohne deutliche Stränge. Keim schlecht gefurcht, haploid. Die Dotterkörner, die normalerweise im Plasmageflecht liegen, sind durch Zentrifugierung aus dem animalen Teil, aus dem diese Bilder stammen, entfernt. Gezeichnet nach Mikrophotographie.

chromidien verbunden, so dass ein Geflecht entsteht, das protoplasmatische Grundgeflecht. LEHMANN und R. BISS (1949) haben ein analoges Geflecht bei *Tubifex*-Eiern mit Hilfe des Elektronenmikroskops nachgewiesen.

Beim normalen Amphibienkeim ist das mit Toluidinblau gefärbte Geflecht im Lichtmikroskop eben noch zu sehen. Nach dem Verdauen der Schnitte sind die Chromidien mit Toluidinblau nicht mehr färbbar. Im Phasenkontrastmikroskop ist aber das ganze

Geflecht zu sehen. Um es besser sichtbar zu machen, wurden in einzelnen Keimen die Dotterkörner an den vegetativen Pol, resp. die zentrifugale Zellgrenze zentrifugiert. Im animalen Bereich ist das Geflecht dichter, d. h. es enthält mehr Chromidien als im vegetativen Bereich, so dass dadurch das RNS-Gefälle zustande kommt. Mit der Grössenzunahme des Keimes werden auch die Chromidien vermehrt, so dass in jedem gut entwickelten Stadium ein deutliches Plasmageflecht zu finden ist (Abb. 1).

Mindestens in einem Teil schlecht entwickelter Keime (vor allem bei haploiden, aber auch bei diploiden) ist jedoch das Geflecht nicht gut ausgebildet (Abb. 2). Da das Geflecht im Lichtmikroskop an der Grenze der Sichtbarkeit liegt, müssen genauere Einzelheiten einer Untersuchung mit dem Elektronenmikroskop überlassen werden.

Gleich wie die Befunde von BRACHET (1947 c) bei *Rana fusca* ergaben auch meine Untersuchungen an gut entwickelten Keimen in Bezug auf den Nukleinsäuregehalt keine Unterschiede zwischen diploiden und haploiden Keimen. Dagegen unterscheiden sich gut entwickelte Keime (und zwar sowohl diploide wie haploide) von schlecht entwickelten Keimen (diploiden und haploiden) in Bezug auf die Ausbildung des Plasmanetzes. Da das Plasmanetz mindestens zum Teil Träger der RNS ist, könnte vielleicht auch bei *Triton*, gleich wie bei *Rana*, ein Unterschied im RNS-Gehalt zwischen gut und schlecht entwickelten Keimen bestehen. Doch liessen sich durch die grobe Methode des Variierens der Verdauungszeit keine Unterschiede feststellen (s. Tabelle 3). Es müssen hier weitere Messungen mit genaueren Methoden gemacht werden.

## VI. DER DOTTERGEHALT UND DOTTERABBAU IN DIPLOIDEN UND HAPLOIDEN TRITONKEIMEN

### A. EINLEITUNG

1. Im normalen Embryo verschwindet der Dotter nicht in allen Organen gleich schnell. Die Reihenfolge des Abbaus ist sogar so charakteristisch, dass GLAESNER (1925) diesen Umstand auch für die Beschreibung gewisser Entwicklungsstadien von *Triton taeniatus* in seiner Normentafel benützt. Bei einer Zuchttemperatur von 18° C ist



im Alter von 41 Tagen die Larve dotterfrei, nachdem zuletzt die „Leberzellen durch völligen Dotterschwind heller“ geworden sind. BRIGGS (1949) weist darauf hin, dass der Dotter zuletzt im Entoderm verschwindet, wo das Kern-Plasma-Verhältnis am ungünstigsten ist.

Wann aber beginnt der Dotterabbau? Er scheint eng verknüpft mit dem Problem der Differenzierung. Beide Vorgänge setzen ziemlich gleichzeitig ein (HERLITZKA 1898, BRAGG 1939), „und es kann daher nicht entschieden werden, welcher der beiden Vorgänge der auslösende ist“. Je nach Differenzierungsgrad bestehen sogar innerhalb des gleichen Organbereichs Unterschiede im Dotterabbau (BRAGG l. c. S. 279 f.). IVANOV (1939) hat als Einziger bei *Rana* und *Triton taeniatus* den Dotterabbau messend verfolgt. Aus den beiden Durchmesser der Dotterkörner berechnet er deren Volumen in  $\mu^3$ . Er beobachtet schon in der Blastula und ersten Hälfte der Gastrula eine Resorption von Dotter. In der zweiten Hälfte der Gastrulation und bei Beginn der Neurulation zeigt das Material der späteren Achsenorgane einen stärkeren Dotterverbrauch als das ventrale Material desselben Keimblattes. Gegenüber den früheren Stadien ist der Dotterverbrauch allgemein grösser geworden. Dieser gesteigerte Stoffumsatz fällt also mit dem Beginn der Differenzierung zusammen. Mit dem Übergang zum Schwanzknospenstadium wird der Dotterverbrauch wieder geringer. Nach IVANOV rührt die Steigerung im Dotterabbau vom Kontakt des dorsalen Keimmaterials mit der Chorda her. Die Chorda selber ist im Dotterabbau autonom, wie HADORN (1951) durch Verpflanzen von Chordamaterial in Entoderm gezeigt hat.

Wie geht der Dotterabbau im einzelnen vor sich? In den Amphibienkeimen ist der Dotter in Form von Körnern eingelagert. BRAGG (1939) vergleicht die Bilder der Dotterkörner in allen Entwicklungsstadien von Individuen aus drei Familien der Anuren und bis und mit Gastrula bei *Triturus torosus*. Er beschreibt den allgemeinen Eindruck des Dotterbildes (general appearance S. 274) und nicht die absolute Grösse der Dotterkörner, da diese je nach Art verschieden, die Verteilung aber überall gleich ist: animal kleine Körner, vegetativ grössere. In der Gastrulation liefern die Mikromeren das Ektoderm, die Makromeren Mesoderm und Entoderm, so dass die Grössenunterschiede der Dotterkörner animal-vegetativ bestehen bleiben, da bis in die Neurula, nach BRAGG, kein Dotterabbau erfolgt.

SAINT-HILAIRE (1914) studiert den Abbau der einzelnen Dotterkörner. Er beobachtet, dass die Dotterkörner in den Maschen des protoplasmatischen Netzes gelegen sind (S. 176) und stellt fest, dass die Körner entweder „angegriffen“, d. h. als Ganzes abgebaut werden oder „angenagt“ Vertiefungen aufweisen, in die das Plasma eindringt (S. 160). Im Plasma selber aber konnte er nie eine Veränderung feststellen, und auch seine Fermentversuche führten ihn mit den damaligen Methoden nicht weiter. Auch heute sind wir über die Einzelheiten des Dotterabbaus noch nicht genau orientiert. Man nimmt aber an, dass es sich

um fermentative Vorgänge handelt. Das Plasmanetz besteht (nach MONNÉ 1946) aus Interchromidien und Chromidien. Letztere enthalten u. a. Ribonukleinsäure und Fermente, von denen einige vielleicht auch für den Dotterabbau nötig sind. Durch die Hydrolyse des Dotters entstehen zuerst Lipoproteide (BRACHET 1947a, S. 346). Die Basophilie verschwindet mit der Dotterabnahme, am schnellsten in den Axialorganen. BARTH (1939) stellte Messungen an über die Respiration einzelner Gewebe bei Gastrulen von *Amblystoma* und *Rana*. Er fand, dass die Respiration je nach Dottergehalt verschieden ist, und zwar ist der Metabolismus eines Gewebes umso intensiver, je weniger Dotter dieses Gewebe enthält. „Und da ja ein Gradient im Dottergehalt in den Zellen der Gastrula besteht, mit dem grössten Dottergehalt in den Zellen am vegetativen Pol und dem kleinsten Dottergehalt in den Zellen am animalen Pol, überrascht es nicht, dass verschiedene Resultate erhalten werden, wenn man die Respiration der dorsalen Urmundlippe mit andern Regionen der Gastrula vergleicht“. DANIEL und YARWOOD (1939, S. 323) fanden allerdings im Ei von *Triturus* keinen grossen Unterschied im Dottergehalt zwischen animaler und vegetativer Eihälfte.

2. Viele Autoren, die sich mit der Amphibienentwicklung beschäftigen, bemerken, dass in Embryonen mit anormalen Kernverhältnissen der Dotter viel länger erhalten bleibt als in den Kontrolltieren. Einzig TCHOU SOU (1931) findet, dass der Dotter in haploiden Kröten schneller abgebaut wird. Nach der Meinung PAULA HERTWIGS (1923) würde der Dotter durch artfremde Kerne überhaupt nicht abgebaut. Doch ist dies von HADORN (1930, S. 336) widerlegt worden.

PORTER (1939) hat den langsamen Abbau des Dotters bei haploiden *Rana*-Keimen beschrieben. Er hat indessen die Einzelheiten nicht weiter verfolgt, sondern begnügt sich damit, auf die Wünschbarkeit einer näheren Untersuchung des Dotterabbaus hinzuweisen (S. 254). Auch in meinem *Triton*-Material ist der langsamere Dotterabbau in gehemmten haploiden Keimen vom Stadium der alten Neurula an augenfällig.

## B. PROBLEMSTELLUNG UND METHODE

Um den Unterschied im Dotterabbau zwischen diploiden und haploiden Tritonkeimen erfassen zu können, muss zuerst festgestellt werden, wieweit sich überhaupt Keime aus verschiedenen Eiern miteinander vergleichen lassen. In allen untersuchten Stadien, vom Ei bis zu diploiden und haploiden Embryonen, kommen in den verschiedenen Bereichen verschieden grosse Dotterkörner vor. Diese Grössenunterschiede sind z. T. so deutlich, dass z. B. HOLTFRETER (1938, S. 567) aus dem Dottergehalt explantierter Darmzellen schliesst, zu welchem Darmabschnitt diese Zellen

gehören. FANKHAUSER (1930, S. 121) spricht beim Ei von *Triton taeniatus* geradezu von einer Grenze zwischen feinkörnigem Dotter in der animalen Eihälfte und grobkörnigem Dotter in der vegetativen Eihälfte. LEHMANN (1942, 1945, S. 182) findet in Amphibien-eiern kein kontinuierliches Dottergefälle, sondern einen ziemlich unvermittelten Übergang von kleinen zu grossen Dotterkörnern. ROETHELI (1950, S. 66) stellt im Ei von *Tubifex* zwei Sorten von Dotterkörnern fest, eine grosse und eine kleine. Handelt es sich auch bei den *Triton*-Keimen um zwei Grössensorten, und sind die Dotterkörner in allen Keimen gleich verteilt?

Um diese Fragen zu prüfen, gingen wir folgendermassen vor: Aus Schnittpräparaten wurde in jungen Stadien aus dem animalen, mittleren und vegetativen Bereich, in älteren Stadien aus den verschiedenen Organbereichen des gleichen Keimes, je ein Areal von ca. 100 Dotterkörnern mit Zeichenapparat bei einer 1500fachen Vergrösserung gezeichnet. Wenn möglich, wurden die Körner im gleichen Gesichtsfeld genommen. Das Areal von 100 grossen Körnern vom vegetativen Pol ist entsprechend grösser als dasjenige von 100 kleinen Körnern am animalen Pol. Meist wurde gleichzeitig die Anzahl Körner in einem bestimmten Areal gezählt. Mit mm-Papier wurde der grösste Durchmesser auf  $\frac{1}{2}$  mm genau gemessen und als Mass für die Korngrösse betrachtet. Dadurch werden die grossen, mehr ovalen Körner im Verhältnis zu den kleinen rundlicheren etwas zu gross angegeben, was aber bei meiner Darstellung, wo die Verteilungen der Dotterkörner in den einzelnen Bereichen untersucht werden, keine Bedeutung hat. Die unterste Klasse, die gemessen wurde, ist  $2\text{ mm} = 1,3\text{ }\mu$ . Für die graphischen Darstellungen wurden die einzelnen Klassen logarithmisch zusammengezogen.

## C. GRÖSSE UND VERTEILUNG DER DOTTERKÖRNER

### a) In den Eiern

In 8 Eiern wurden im animalen, mittleren und vegetativen Bereich Proben von ca. 70 bis 150 Dotterkörnern gemessen. Die 4 Eier IV B<sub>1</sub> bis IV B<sub>4</sub> stammen vom gleichen Weibchen und sind am gleichen Tag gelegt. (Grössenverteilungen s. Tabelle 4.)

Wie aus der Tabelle hervorgeht, schwankt die Anzahl der Dotterkörner in den verschiedenen Grössenklassen ziemlich stark. Wegen der relativ geringen Anzahl gemessener grosser Dotterkörner läuft die Verteilung nach dieser Seite lang und flach aus. Um die durch die kleinen Zahlen entstehenden Zufallsschwankungen und den langen Ausläufer darstellerisch auszuschalten, wurden die Zahlen nach dem logarith-



TABELLE 4.

Grösse und Anzahl der Dotterkörner aus je drei Bereichen verschiedener Eier.

Größenklassen	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX																				
	2	2,5	3	3,5	4	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	9	9,5	10	10,5	11	11,5	12	12,5	13	13,5	14	14,5	15	15,5	16
di A21 animal Mitte vegetativ	3	7	15	14	17	19	4	1	2	1	0	1	5	4	5	2	1	4	1	1	1	7	2	2	0	2	1	3	
di B1 animal Mitte vegetativ	5	13	36	40	41	30	19	1	5	2	2	2	3	8	3	4	3	5	7	4	2	6	4	2	1				
di E12 animal Mitte vegetativ	4	2	27	29	35	33	38	6	7	5	2	0	3	1	0	0	1	0	2	1	4	2	4	2	4	0	3		
di A9 animal Mitte vegetativ	3	4	23	17	19	27	22	8	6	6	4	2	1	0	1	4	4	3	3	0	11	4	7	4	3	1	1		
di IV B1 animal Mitte vegetativ	7	4	14	10	10	7	8	4	5	2	6	4	2	4	4	4	4	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	
di IV B2 animal Mitte vegetativ	3	4	19	11	21	13	8	2	1	4	2	4	5	4	2	2	2	3	3	1	1								
di IV B3 animal Mitte vegetativ	7	9	17	6	15	5	11	4	2	1	4	0	4	4	2	3	3	3	2	0	1	1	0	1					
di IV B4 animal Mitte vegetativ	2	4	8	10	12	7	10	5	5	5	0	2	0	2	3	5	2	6	3	2	1	2	0	1					



mischen System zu grösseren Klassen zusammengefasst und dadurch die Kurve gestaucht. Dieses Verfahren hat gleichzeitig den Vorteil, dass dadurch ebensogut das Volumen wie die linearen Werte dargestellt werden, da  $\log d$  und  $\log (d)^3$  proportional sind.

Im animalen Bereich ergeben die Durchmesser eine eingipflige Kurve im Bereich der Grössenklassen 2—10 (1,3—6,5  $\mu$ ). Ihr Mittelwert liegt zwischen 4 und 5 (ca. 3  $\mu$ ). Nach der Seite der grösseren Körner zeigt sie einen mehr oder weniger deutlichen Ausläufer. Die mittleren Bereiche umfassen mehr Grössenklassen (von Klasse 2—13 = 1,3—8,45  $\mu$ ). Der Mittelwert aller 8 mittleren Bereiche zusammen liegt bei 7—8 (ca. 5  $\mu$ ). Der vegetative Bereich endlich enthält die Grössenklassen 2—16 (1,3 bis 10,4  $\mu$ ). Für alle 8 Bereiche zusammen liegt der Mittelwert bei ca. 9 (= 5,85  $\mu$ ).

Es besteht also in der Tat ein Gefälle von den im Mittel kleinen Körnern im animalen Teil des Eies zu den im Mittel grossen Körnern in der vegetativen Eihälfte. In den mittleren und vegetativen Bereichen besteht aber nicht eine normale, eingipflige Verteilung der Dotterkörner wie in den animalen Bereichen, sondern es gibt viele in den Klassen 4—5 und wieder in den Klassen 8—10. Auch wenn man die Verteilungen aus den 3 Bereichen des gleichen Eies zusammenfasst, entsteht, wie im mittleren und vegetativen Bereich allein, eine zweigipflige Kurve. Wie eine Nachprüfung im Laboratoire de Statistique mathématique appliquée der Universität Genf (Direktor: Prof. Dr. A. LINDER)<sup>1</sup> ergab, können diese Verteilungen nicht als Zufallsabweichungen einer normalen, eingipfligen Verteilung betrachtet werden. Es kann sich also nicht um nur eine Grössensorte von Dotterkörnern handeln. Es stellt sich die Frage, ob die entsprechenden Gipfel aus den verschiedenen Bereichen des gleichen Eies miteinander übereinstimmen, so dass man tatsächlich von zwei Sorten von Dotterkörnern sprechen könnte. Um diese Frage zu prüfen, wurden die Doppelkurven nach einem vereinfachten graphischen Verfahren<sup>2</sup> zerlegt, indem immer an der gleichen Stelle der aufgetragene Wert entsprechend der Grösse der angrenzenden Häufigkeiten geteilt, und die beiden Werte zu den entsprechenden neuen Kurven genommen

<sup>1</sup> Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. A. Linder für seine wertvolle Hilfe bei der statistischen Prüfung meines Materials bestens danken.

<sup>2</sup> Eine genaue Zerlegung einer doppelgipfligen Verteilung in ihre Komponenten ist nach RAO, *J.R.S.S.*, X, 2, 1948, S. 164, möglich und wurde für ein Ei (di B1) im Institut von Prof. Linder durchgeführt.

wurden. So entstanden für jedes Ei drei „animale“ und zwei „vegetative“ Kurven, da der kleine Rest grosser Dotterkörner aus

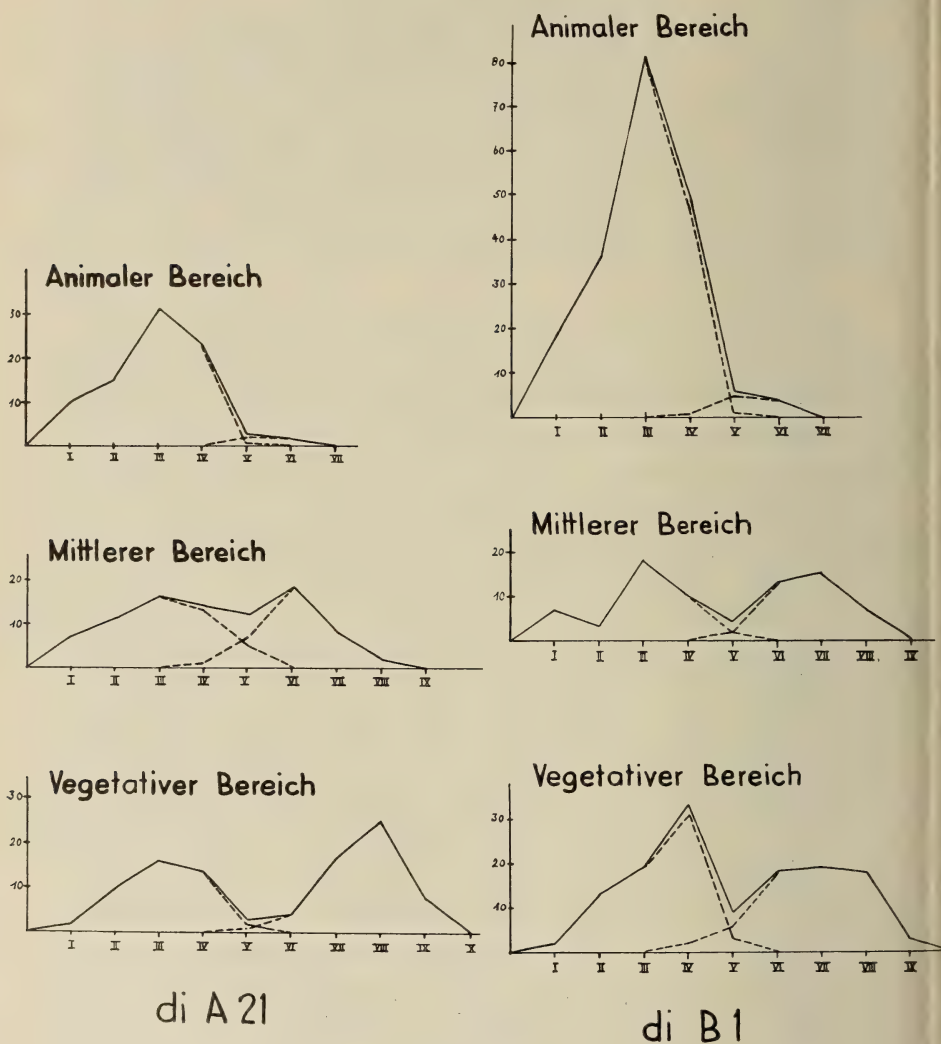


Abb. 3.

Verteilungskurven der Dotterkörner aus zwei Eiern di A 21 und di B 1.

der Teilung der Kurve des animalen Bereichs nicht berücksichtigt wurde (Abb. 3). Die so neu entstandenen Kurven wurden mit dem *t*-Test daraufhin geprüft, ob die Mittelwerte der kleinen Sorte aus

den verschiedenen Bereichen des gleichen Eies miteinander übereinstimmen. Das gleiche wurde für die grosse Körnersorte untersucht. (s. Tabelle 5).

Man könnte also nur bei zwei Eiern, di IV B1 und di IV B4 von zwei in allen Bereichen gleichgrossen Sorten von Dotterkörnern, einer „animalen“, kleinen und einer „vegetativen“, grossen Sorte sprechen. Bei diesen könnte die zweigipflige Verteilung in den verschiedenen Bereichen des gleichen Eies einfach durch das verschiedene Mischungsverhältnis dieser beiden Dottersorten erklärt werden. Von animal nach vegetativ würde dann die relative Häufigkeit der grossen Sorte zunehmen.

TABELLE 5.

Eier	Animale Dotterkorngrössen			Vegetative Dotterkorngrössen
	an-mitte	an-veg	mitte-veg	mitte-veg
di A21 . .	=	=	?	≠
di A9 . . .	≠	=	≠	≠
di B1 . . .	=	≠	≠	=
di E 12 . .	=	=	=	≠
di IV B1 .	=	=	=	=
di IV B2 .	≠	≠	=	=
di IV B3 .	≠	=	?	=
di IV B4 .	=	=	=	=

= bedeutet, dass die Differenz der Mittelwerte der beiden Verteilungen als zufällig angesehen werden kann ( $P > 5\%$ ).

≠ bedeutet, dass die Differenz der Mittelwerte der beiden Verteilungen nicht als zufällig angesehen werden kann ( $P < 1\%$ ).

? Grenzfälle ( $P 1-5\%$ ).

Bei allen andern Eiern stimmen die Teilkurven aus bestimmten Bereichen nicht miteinander überein. Für die kleinen Körnern fällt in den Eiern A9 und IV B3 der mittlere Bereich aus der Reihe, bei B1 der vegetative Bereich und bei IV B2 der animale Bereich. In allen drei Fällen, wo die grossen Körner aus dem mittleren und vegetativen Bereich ungleich sind, sind diejenigen aus dem vegetativen Bereich grösser. Wie können alle diese Unterschiede erklärt werden? Messfehler können kaum eine Rolle spielen, da sie sich überall etwa gleich auswirken. Veränderungen der Grösse der Dotterkörner durch die Präparation können ebenfalls für diese Unterschiede nicht von Bedeutung sein, weil ja nur Dotterkörner aus dem gleichen Ei verglichen werden. Durch die vereinfachte Zerlegung der Doppelkurven mögen gewisse Fehler ent-

stehen. Sie scheinen uns jedoch nicht gross genug, um die z. T. beträchtlichen Unterschiede zu verursachen.

Es bleiben folgende Möglichkeiten, um das Nichtübereinstimmen der Teilkurven zu erklären:

1. Man bleibt bei der Annahme, dass es nur zwei Grössensorten von Dotterkörnern gibt. Ein Nichtübereinstimmen der Teilkurven aus den verschiedenen Bereichen könnte dann so zustande kommen, dass bei jeder Sorte ein Grössengefälle vorliegen würde, dass also die verschiedenen Grössenklassen einer Sorte nicht gleichmässig über alle Bereiche verteilt wären. Die kleinsten Körner der „animalen“ Sorte müssten dann am animalen Pol, die grössten Körner der gleichen Sorte in den Zwischenräumen der grossen „vegetativen“ Körner zu finden sein. Ebenso wären die kleinsten Körner der zweiten, „vegetativen“ Sorte im mittleren Bereich, die grossen am vegetativen Pol anzutreffen. Um diese Annahme zu prüfen, wurde untersucht, ob die Mittelwerte jeder Sorte im gleichen Ei von animal nach vegetativ grösser werden. Dies trifft nicht für alle Einzelfälle zu. Jedoch ist der Mittelwert der grossen Körner aus dem mittleren Bereich aller acht Eier zusammen gesichert kleiner als der Mittelwert der grossen Körner aus dem vegetativen Bereich. Das gleiche gilt für die kleine Körnersorte der acht Eier zusammen, deren Mittelwerte aus dem animalen und mittleren Bereich zwar nicht sicher verschieden sind, die aber beide sicher kleiner sind als die kleine Körnersorte des vegetativen Bereichs. Es besteht also von animal nach vegetativ ein Grössengefälle innerhalb der beiden Sorten je unter sich.

2. Es bestünde die Möglichkeit, dass die Gesamtverteilung der Dotterkörner nicht nur zweigipflig, sondern mehrgipflig ist, d. h. dass es mehrere Sorten von Dotterkörnern gäbe. Die beiden Teilkurven würden unter dieser Voraussetzung aus mehreren Grössengruppen bestehen. Wenn die Häufigkeit der einzelnen Sorten in den drei Bereichen verschieden ist, und wenn man die verschiedenen Sorten zu nur zwei Hauptsorten zusammenfasst, — wie ich das für meine Untersuchungen getan habe, — so können die Mittelwerte der beiden Sorten aus den drei Bereichen dadurch verschieden werden.

Für das Vorliegen einer mehrgipfligen Kurve sprechen die Stufen, die in einigen Fällen am Anfang der animalen Kurven auftreten (s. Abb. 3). Doch sind die Zahlen zu klein, um hier ein Abweichen von der Normalverteilung zu beweisen.

3. Mit unserem Material kann nicht entschieden werden, ob die oben diskutierten Möglichkeiten zutreffen, die mit dem Vorkommen ganz bestimmter Grössensorten rechnen, oder ob überhaupt keine genau bestimmten, absoluten Grössensorten bestehen. In diesem Falle wäre die Zweigipfligkeit als Ausdruck zweier Wachstumssorten vor der Eireifung zu betrachten. Differenzen in Wachstumsgeschwindigkeit, Material, Wachstumsdauer könnten die zweigipflige Kurve als Ganzes verschieben und so die regionalen Unterschiede hervorrufen.



Wie auch die Differenzen innerhalb der gleichen Sorte aus den drei Regionen erklärt werden mögen, so bleibt doch die interessante Tatsache bestehen, dass die Verteilung der Dotterkörner in den Eiern zweigipflig ist. Es gibt also zwei (oder mehrere) Dotterkörnersorten, die verschieden sind. Sie könnten in ihren Anlagen verschieden sein und daher verschieden wachsen, oder sie unterscheiden sich nur durch den Wachstumsbeginn, der dann in zwei (oder mehreren) Schüben erfolgen müsste.

Betrachten wir nun die Verteilungskurven der Dotterkörner in den verschiedenen Eiern als Ganzes, so finden wir auch hier keine allgemeine Übereinstimmung der Mittelwerte der zweigipfligen Kurven. Die zwei Grössensorten verschiedener Eier weichen aber nicht immer im gleichen Sinn voneinander ab, sondern es kommen in einigen Fällen neben durchschnittlich grösseren „animalen“ Körnern durchschnittlich kleinere „vegetative“ Körner vor und umgekehrt. Vielleicht ist dies auf die zufällige Wahl der gemessenen Bereiche zurückzuführen; wahrscheinlich handelt es sich aber tatsächlich um Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Eiern. Solche Unterschiede in der relativen Häufigkeit der verschiedenen Grössenklassen der Dotterkörner könnten genetisch bedingt sein. Die Unterschiede zwischen den Eiern des gleichen Weibchens sind in der Tat weniger gross als diejenigen zwischen den Eiern verschiedener Weibchen. Oder auch physiologische Verhältnisse (vor allem die Ernährung) der Tiere während der Eireifung und der Laichzeit könnten eine Rolle spielen. So legten unsere Molche, wenn sie während der Laichzeit nicht genügend gefüttert wurden, Eier mit grauem Plasma, die nicht prall waren, Erscheinungen, die bald wieder verschwanden, wenn genügend gefüttert wurde. Gegen Ende der Laichzeit wird das Eimaterial schlechter; auch das könnte in einer Veränderung der Dotterkorngrossen zum Ausdruck kommen. Schliesslich verändert sich wahrscheinlich das Eimaterial auch mit dem Alter der Weibchen.

Aus dem bisher gesagten geht folgendes hervor:

1. In jedem Ei kommen zwei Hauptsorten von Dotterkörnern vor, Körner mit grossem und solche mit kleinem Durchmesser.
2. Die durchschnittliche Grösse der beiden Sorten kann von Ei zu Ei verschieden sein.

3. Die animale Eihälfte enthält vor allem die kleine Sorte und nur wenige Körner der grossen Sorte. Die vegetative Eihälfte enthält vor allem grosse Dotterkörner; in den Zwischenräumen zwischen den grossen Körnern finden sich allerdings auch viele Körner der kleinen Sorte.

4. Jede Sorte zeigt für sich einen Gradienten. Die kleinsten Körner der kleinen Sorte sind in der animalen Eihälfte enthalten, die grössten Körner der gleichen Sorte in der vegetativen Eihälfte. Das gleiche gilt von der grossen Sorte.

*b) Grösse und Verteilung der Dotterkörner in verschiedenen Entwicklungsstadien von diploiden und haploiden Keimen.*

In allen Keimen, die wir untersuchten (von Morula bis zum Schwanzknospen-Embryo), bleiben die Verhältnisse die gleichen wie im Ei: Dotterkörner mit durchschnittlich kleinem Durchmesser im animalen Bereich, später im Ektoderm und seinen Bildungen Neuralrohr und Epidermis; Dotterkörner mit durchschnittlich grossem Durchmesser im vegetativen Bereich, Entoderm, Darm mit seinen Anhängen. Zwischen den vegetativen grossen Körnern haben in den Zwischenräumen noch viele kleinere Körner Platz, so dass wiederum eine zweigipflige Verteilung der Dotterkörner entsteht. Mesoderm, Chorda und Somiten enthalten vor allem kleine Körner, wenn auch die grösseren zahlreicher sind als im Ektoderm. So ergibt sich auch hier eine zweigipflige Verteilung. Die verschiedenen Messungen aus dem gleichen Keim zusammen ergeben in allen Stadien eine zweigipflige Verteilung der Dotterkörner. Auch hier besteht, wie bei den Eiern, eine grosse Variabilität in der Verteilung und Lage der Maxima zwischen den verschiedenen Bereichen des gleichen Keimes, sowie auch zwischen den gleichen Bereichen verschiedener Keime des gleichen Stadiums. Falls die Dotterkörner kontinuierlich abgebaut würden, müsste im Laufe der Entwicklung eine Verschiebung der Gipfel nach kleineren Grössenklassen zu beobachten sein. Eine solche Verschiebung ist aber nicht festzustellen, auch nicht in älteren Stadien, die deutlich weniger Dotter enthalten. Offenbar werden immer nur einzelne Körner abgebaut, die dann rasch völlig verschwinden.

In Beantwortung unserer eingangs gestellten Fragen können wir also feststellen, dass es in der Tat auch in den *Triton*-Keimen

mindestens zwei verschiedene Sorten Dotterkörner gibt. Diese Sorten sind in allen Keimen prinzipiell gleich verteilt: animal kleine Körner, vegetativ grosse Körner. Im einzelnen bestehen aber zwischen verschiedenen Keimen des gleichen Entwicklungsstadiums Unterschiede in Bezug auf Grösse und Verteilung der Dotterkörner. Die verschiedenen Eier dürfen also anhand von nur diesen zwei Kriterien nicht als gleich betrachtet werden, und demzufolge dürfen die Keime in den verschiedenen Entwicklungsstadien in Bezug auf den Dottergehalt nicht miteinander verglichen werden. Es müssen andere Kriterien als die Grösse und Verteilung der Dotterkörner gesucht werden, um die Grundlage für einen Vergleich des Dottergehaltes verschiedener Keime zu schaffen.

#### D. DIE DOTTERMASSE IN BESTIMMTEN BEREICHEN

Die Eier di B 1, di E 12, di IV B 3 und di IV B 4 zeigen in Grösse und Verteilung der Dotterkörner in beiden Richtungen die grösste Abweichung von den Mitteln aller acht Eier zusammen. Bei diesen vier Eiern wurden in der animalen und vegetativen Eihälfte je in einem bestimmten Bereich ( $2895 \mu^3$ ) alle Dotterkörner gezählt (animal ca. 30, vegetativ ca. 15) und für jedes Korn aus dem mittleren Durchmesser das Volumen berechnet. In jedem Bereich wurden mindestens vier Stichproben gemacht, die sich z. T. überschneiden. So wurde für jeden Fall die mittlere Dottermasse und die zugehörige Streuung berechnet und mit den andern Eiern verglichen (*t*-Test). Die Dottermasse im vegetativen Bereich kann in allen vier Eiern als gleich betrachtet werden. Sie beträgt ca. 25%<sup>1</sup>. Im animalen Bereich haben nur die Eier des gleichen Weibchens, die mit der ersten Methode wesentliche Unterschiede zeigten, die gleiche Dottermasse, ca. 15%<sup>1</sup>. Die beiden andern Eier enthalten animal weniger, aber unter sich ebenfalls verschiedene Mengen Dotter: di B1 ca. 13%, die E 12 ca. 11%<sup>1</sup>. Anders als im *Triturus*-Ei (DANIEL und YARWOOD 1939) ist das Verhältnis der Dottermasse im Ei von *Triton alpestris* von

<sup>1</sup> Die Prozentzahlen sind wohl eher zu klein, da durch das Strecken der Schnitte z.T. zu grosse Zwischenräume zwischen den Dotterkörnern entstanden, die auch nicht mit Plasma ausgefüllt sind.



animal zu vegetativ deutlich verschieden, ungefähr 1 : 2. Der Dottergehalt scheint jedoch in den verschiedenen Eiern, zum mindesten im animalen Bereich, tatsächlich verschieden zu sein. Ob er in den Eiern des gleichen Weibchens gleich ist, müsste durch weitere Messungen genauer untersucht werden. Möglicherweise führt also das Messen der Dottermasse eher zum Ziel, den Unterschied im Dotterabbau zwischen diploiden und haploiden *Triton*-Keimen zu erfassen, als das Messen der Grösse und Verteilung der Dotterkörner.

Unsere Keime stammen indessen von verschiedenen, nicht näher bekannten Weibchen. Schon deshalb haben die Eier wahrscheinlich verschiedenen Dottergehalt, so dass mit unserem Material nicht abgeklärt werden kann, ob kleine Unterschiede in der Dottermasse zwischen verschiedenen Stadien durch Dotterabbau zu stande gekommen sind. Wir können daher in unseren Keimen einen Dotterabbau mit Sicherheit erst in der alten Neurula nachweisen, wenn auch die Anzahl der Dotterkörner im animalen Bereich deutlich abzunehmen beginnt.

#### E. DER ABBAU DES DOTTERS

Da in allen Stadien kleine und grosse Dotterkörner von der gleichen Form wie im Ei vorhanden sind, wird offenbar nicht der ganze Dotter kontinuierlich abgebaut, sondern, wenn ein Dotterkorn angegriffen ist, wird es ziemlich rasch verdaut, während daneben ein anderes völlig unberührt bleiben kann. Für einen selektiven Abbau der einzelnen Dotterbereiche sprechen auch die Nester gleich grosser Dotterkörner. Wie die Auswahl vor sich geht, ist nicht bekannt. Doch hat schon SAINT-HILAIRE (1914) festgestellt, dass die Dotterkörner eine Hülle besitzen, die einen gewissen Schutz gewähren kann. Ist sie aber einmal angegriffen, so wird der Dotter sofort abgebaut.

Da die Dotterkörner von einem Plasmanetz umfungen sind, das (nach MONNÉ) Fermente enthält, welche beim Dotterabbau mitwirken könnten, und da dieses Netz bei diploiden und wenigstens bei einem Teil der haploiden Keime verschieden ausgebildet ist (Abb. 1, 2), könnte der Unterschied im Dotterabbau mit der Verschiedenheit des Plasmanetzes zusammenhängen. Man müsste also einerseits untersuchen, ob haploide Keime, die keinen sichtbaren Unterschied gegenüber den diploiden im Plasmanetz aufweisen, gleich schnell wie diese den Dotter abbauen, und ob in allen Keimen mit verlangsamtem oder zu schnellem Dotterabbau Unterschiede im Plasmanetz festzustellen sind.



## F. DOTTERABBAU UND DIFFERENZIERUNG

In vier Fällen wurde bei diploiden Keimen, die einen Unterschied im Dottergehalt entsprechend dem Differenzierungsgefälle auf Grund der Grösse, Verteilung und Anzahl der Dotterkörner vermuten liessen, das Volumen der Dottermasse berechnet. Wie wir gezeigt haben, ist das Volumen das genaueste Mass für den Dottergehalt. In allen Fällen (zwischen dorsalem und ventralem Mesoderm, zwischen cranialem und caudalem Neuralrohr und Chorda (zwei Keime)) konnte indessen kein statistisch gesicherter Unterschied gefunden werden. Diese Befunde an jungen Stadien stehen im Gegensatz zu IVANOV (1939), der im Mesoderm dorsal und ventral einen verschiedenen Dottergehalt fand und BRAGG (1939), der in *Rana sphenocephala* und *Scaphiopus* einen solchen Unterschied besonders kurz vor dem Schlüpfen deutlich feststellen konnte. Wenn wir diese vier Fälle, die immerhin aus solchen Bereichen ausgelesen wurden, die zuerst einen Unterschied im Dottergehalt entsprechend dem Differenzierungsgefälle vermuten liessen, interpretieren wollen, so müssen wir wenigstens den Beginn des Dotterabbaues in *Triton alpestris* als autonomen Vorgang betrachten. Diese Ansicht wird auch bis zu einem gewissen Grade durch ein Transplantationsexperiment von HADORN (1951) unterstützt.

## VII. DIE LEBENSFÄHIGKEIT SUBHAPLOIDER ZELLEN IM TRANSPLANTAT

Bei der Herstellung haploider Merogone gibt es durch unregelmässige Furchung immer auch Keime, die neben Bereichen mit der haploiden Chromosomenzahl 12 auch Bezirke mit subhaploiden Zellen enthalten, also Zellen, die zwar Chromosomen besitzen, aber weniger als 12, die also im Erbgut unvollständig sind (FANKHAUSER 1934, STAUFFER 1945, FISCHBERG 1947). Solche Zellen pyknotisieren bald und werden eliminiert (FISCHBERG l. c., S. 37).

Es stellt sich die Frage, wie lange diese subhaploiden Zellen bzw. Zellbereiche überhaupt lebens- und teilungsfähig sind. Hiefür wurden Teile von Stereoblastulen, die sich aus unregelmässig gefurchten merogonischen Eiern entwickelt hatten, zu Transplantaten, die in normale Wirte gesetzt wurden, verwendet und ihre weitere Entwicklung untersucht. Als Wirte wurden Neurulae gebraucht. Der „Restkeim“, der nach der Transplantatentnahme

übrig blieb, wurde fixiert und seinerseits auf subhaploide Mitosen untersucht.

In Tabelle 6 sind die erhaltenen Resultate für solche jüngere und auch für ältere Implantate zusammengestellt (vgl. MORGENTHALER 1948). Es wurden nur solche Keime aufgenommen, bei denen im fixierten Restkeim eindeutig subhaploide Chromosomenzahlen festgestellt werden konnten und auch nur Implantate, die gut einheilten. Während die Implantate bis zu 36 Stunden Alter nicht selten subhaploide Zellen und Zellnester enthalten, finden wir in Implantaten von 48 bis 96 Stunden Alter solche Zellen nur mehr sehr selten. Darnach ist wahrscheinlich, dass diese Zellen sich in Transplantaten in normalen Wirten zunächst weiter teilen, dann aber ihre Entwicklungsfähigkeit einbüßen. Für ein endgültiges Urteil ist das Material zu klein. Es sollten wohl auch als Wirte nicht nur Neurulen, sondern auch Gastrulen verwendet werden.

TABELLE 6.

Prot. Nr.	Chromosomenzahlen		Alter der Implantate bei Fixierung in <i>h</i>
	im Restkeim	in Implantaten	
0.40	6, 7, 12	I <sup>1</sup> : 9, 10, 10, 12 I <sup>2</sup> : ca. 8, 9, 12 I <sup>4</sup> : ca. 8, 8, 9, 9, 10, 12	24 24 36
P 28	8, 10, 12	I <sup>1</sup> : 8, 8, 8, 8, 8, 12	36
p 7, p 12	0, 6, 12	4 Implantate ohne Mitosen	48—72
z 4	6, 12	I <sup>5</sup> keine Mitosen pyknot. Zellen I <sup>1</sup> ca. 8, 12 I <sup>3</sup> wie I <sup>5</sup>	72 96 96

### VIII. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit sind einige Untersuchungen an diploiden, haploiden und subhaploiden Keimen von *Triton alpestris* beschrieben.

1. Die Herstellung der haploiden Keime geschah nach der Methode von CURRY-STAUFFER. Dabei zeigte sich, dass es bei *Triton*-Eiern im Gegensatz zu *Axolotl*-Eiern keine Rolle spielt, ob der Eikern sofort oder erst einige Zeit nach der Eiablage abgesogen wird. Bei früh und spät entkernten *Triton*-Eiern ist die Ausbeute an haploiden Keimen ungefähr gleich gross wie bei spät operierten *Axolotl*-Eiern (vergl. S. 574).

2. Diploide und haploide Keime vom Ei bis zu jungen Schwanzknospenstadien wurden auf ihren Nukleinsäuregehalt untersucht. Der Nachweis der Desoxyribonukleinsäure geschah mit der Feulgen-Reaktion. Die Desoxyribonukleinsäure ist in den Kernen lokalisiert. Bis zum Beginn der Gastrulation ist die Färbung sowohl in diploiden wie auch in haploiden Keimen nur schwach. In den älteren Stadien ist die Färbung intensiver, doch nimmt sie bei Diploiden und Haploiden gleichermassen zu. Haploide Keime haben wohl kleinere, dafür aber zahlreichere Kerne. Somit enthalten sehr wahrscheinlich diploide und haploide Keime gleich viel Desoxyribonukleinsäure.

Die Ribonukleinsäure wurde mit der Methode nach BRACHET sichtbar gemacht. Sie ist im Nukleolus und in den Chromidien des protoplasmatischen Grundgeflechtes lokalisiert. Die Nukleolen sind in den untersuchten jungen Stadien zum grössten Teil erst in Entwicklung begriffen und wurden hier nicht berücksichtigt. Das protoplasmatische Grundgeflecht ist in gut entwickelten diploiden und haploiden Keimen gleich gut ausgebildet. In schlecht entwickelten diploiden und haploiden Keimen ist das Geflecht, wenigstens zum Teil, schlecht ausgebildet. Der Ribonukleinsäuregehalt wurde durch Messen der Zeit, die das Ferment Ribonuklease braucht, um alle Ribonukleinsäure abzubauen, festgestellt. Mit dieser groben Methode konnten in keinem Falle bei Keimen des gleichen Stadiums sichere Unterschiede im Ribonukleinsäuregehalt zwischen diploiden und haploiden Keimen festgestellt werden. Auch für Keime mit schlechtentwickeltem Plasmanetz brauchte es im Durchschnitt die gleiche Zeit wie für Keime mit gut entwickeltem Plasmanetz bis alle Ribonukleinsäure wegverdaut war.

3. Der Dotter in Tritonkeimen. Aus Schnittpräparaten wurde aus dem animalen und vegetativen Bereich des gleichen Keimes je ein



Areal von ca. 100 Dotterkörnern mit Zeichenapparat herausgezeichnet. Mit Millimeterpapier wurde der grösste Durchmesser der Körner auf  $\frac{1}{2}$  mm genau gemessen (Länge der Körner 2 bis 15 mm). Die Längen wurden als Mass für die Korngrösse betrachtet.

Es wurden in dieser Weise acht Eier ausgemessen, wovon vier von den gleichen Eltern stammten. Dabei ergab sich folgendes:

Es besteht in der Grösse und Anzahl der Dotterkörner ein Gefälle vom animalen zum mittleren und vegetativen Eibereich. Im animalen Bereich gruppieren sich die Dotterkörner um eine geringe mittlere Grösse, sind aber in grosser Anzahl vorhanden. Grösse und Anzahl können hier in einer eingipfligen Kurve dargestellt werden (s. Tabelle 4 und Abb. 3).

Im mittleren und vegetativen Bereich besteht jedoch eine zweigipflige Kurve. Es gibt viele Dotterkörner von ca. 4 mm ( $3 \mu$ ) einerseits und solche von ca. 8 mm. ( $5 \mu$ ) Durchmesser andererseits (Tabelle 4 und Abb. 3). Es muss sich also um (mindestens) zwei Sorten von Dotterkörnern handeln. Die beiden Typen können entstehen, weil die Anlagen für die Dotterkörner primär verschieden sind oder weil das Wachstum verschieden ist, das dann in (mindestens) zwei Schüben erfolgen müsste.

Zerlegt man die zweigipfligen Kurven und vergleicht die entsprechenden Teilkurven miteinander, so findet man, dass sie bei den meisten Eiern nicht miteinander übereinstimmen (Tabelle 5). Auch wenn man die Dotterkörner aus den drei Bereichen des gleichen Eies zusammenfasst, entsteht, graphisch dargestellt, eine zweigipflige Kurve. Diese Verteilungskurven als Ganzes stimmen ebenfalls nicht miteinander überein; doch sind die Unterschiede zwischen den Eiern des gleichen Weibchens weniger gross als diejenigen zwischen den Eiern verschiedener Weibchen. Mit einer genaueren Methode, dem Messen des Dottervolumens, zeigen die Eier des gleichen Weibchens sogar gleichen Dottergehalt.

In den untersuchten Entwicklungsstadien (bis zu ganz jungen Schwanzknospen-Embryonen) gibt es ebenfalls mindestens zwei Sorten von Dotterkörnern. Diese Sorten sind in allen Keimen prinzipiell gleich verteilt: Im Ektoderm kleine Körner, im Entoderm grosse Körner. Beim Vergleich derselben Organbereiche aus verschiedenen Keimen des gleichen Stadiums ergeben sich indessen im einzelnen Unterschiede in Bezug auf Grösse und Verteilung der Dotterkörner.



In allen untersuchten Stadien sind kleine und grosse Dotterkörner von der gleichen Form und Grösse wie im Ei vorhanden. Offenbar wird also nicht der ganze Dotter kontinuierlich abgebaut, sondern, wenn ein Dotterkorn angegriffen ist, wird es vermutlich rasch verdaut, während daneben ein anderes völlig unberührt bleiben kann (vergl. SAINT-HILAIRE 1914). Es wird die Vermutung geäussert, dass der Anfang des Dotterabbaus bei *Triton alpestris* ein autonomer Vorgang sei.

4. Subhaploide Zellen und Zellbereiche, aus Stereoblastulae in diploide Neurulen transplantiert, können zunächst ihre Entwicklungsfähigkeit behalten und sich weiter teilen. Sie degenerieren spätestens nach einigen Tagen.

## IX. LITERATURVERZEICHNIS

1922. BALTZER, F. *Über die Herstellung und Aufzucht eines haploiden Triton taeniatus*. Verh. Schweiz. Nat. Ges. Bern.
1947. — *Weitere Beobachtungen an merogonischen Bastarden der schwarzen und weissen Axolotlrasse*. Rev. Suisse Zool. 54.
1939. BARTH, L. G. *Oxygen consumption of the parts of the amphibian gastrula*. Proc. Soc. exp. Biol. and Med. 42.
- 1940a. BRACHET, J. *La localisation de l'acide thymonucléique pendant l'oogénèse et la maturation chez les amphibiens*. Arch. Biol. 51, 2.
- 1940b. — *Etude histochemique des protéines au cours du développement embryonnaire des poissons, des amphibiens et des oiseaux*. Arch. Biol. 51, 2.
- 1941a. — *La localisation des acides pentosenucléiques dans les tissus animaux et les œufs d'amphibiens en voie de développement*. Arch. Biol. 53, 2.
- 1941b. — *La détection histochemique et le microdosage des acides pentosenucléiques*. Enzymologia 10, 1.
1944. — *Acides nucléiques et morphogénèse au cours de la parthénogénèse, la polyspermie et l'hybridation chez les anoures*. Ann. Soc. R. Zool. Belgique 75.
- 1947a. — *Embryologie chimique*. Masson Paris, 2. Aufl.
- 1947b. — *Biochemical and physiological interrelations between nucleus and cytoplasm during early development*. Growth Symposium 11, 4.
- 1947c. — *The metabolism of nucleic acids during embryonic development*. Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology 12.

- 1947d. BRACHET, J. *La localisation de l'acide ribonucléique et des protéines dans l'ovaire de grenouille normal et centrifugé*. *Experientia* 3, 8.
1944. BRACHET, J. et JEENER, R. *Recherches sur des particules cytoplasmiques de dimensions macromoléculaires riches en acide pentosenucléique*. *Enzymologia* 11, 3.
1939. BRAGG, A. N. *Observations upon amphibian deutoplasm and its relation to embryonic and early larval development*. *Biol. Bull.* 77, 2.
1949. BRIGGS, R. *The influence of egg volume on the development of haploid and diploid embryos of the frog, Rana pipiens*. *J. exp. Zool.* 111, 2.
1946. CONN, H. J. *Biological Stains*. Biotech. Publications Geneva N. Y. 5. Aufl.
1931. CURRY, H. A. *Methode zur Entfernung des Eikerns bei normal befruchteten und bastard befruchteten Triton-Eiern durch Anstich*. *Rev. Suisse Zool.* 37.
1936. — *Über die Entkernung des Triton-Eis durch Absaugen des Eiflücks und die Entwicklung des Tritonmerogons Triton alpestris (♀) × Triton cristatus (♂)* Roux' Arch. 134.
1939. DANIEL, J. F. and YARWOOD, E. A. *The early embryology of Triturus torosus*. *Univ. Cal. Pub. Zool.* 43.
1930. FANKHAUSER, G. *Die Entwicklungspotenzen diploidkerniger Hälften des ungefurchten Triton-Eies*. Roux' Arch. 122.
1934. — *Cytological studies on egg fragments of the salamander Triton*. *J. exp. Zool.* 67, 2, 3, 68, 1.
- 1937a. — *The sex of a haploid, metamorphosed salamander*. *Genetics* 22.
- 1937b. — *The production and development of haploid salamander larvae*. *J. of Heredity* 28, 1.
- 1938a. — *The microscopical anatomy of metamorphosis in a haploid salamander Triton taeniatus*. *J. Morph.* 62, 3.
- 1938b. — *Sex differentiation in a haploid salamander Triton taeniatus*. *J. exp. Zool.* 79, 1.
- 1945a. — *The effects of changes in chromosome number on amphibian development*. *Quart. Rev. Biol.* 20, 1.
- 1945b. — *Maintenance of normal structure in heteroploid salamander larvae, through compensation of changes in cell size by adjustment of cell number and cell shape*. *J. exp. Zool.* 100, 3.
1944. FISCHBERG, M. *Veränderung der Chromosomenzahl bei Triton alpestris nach Kältebehandlung der Eier*. *Rev. Suisse Zool.* 51, 3.
1945. — *Über die Ausbildung des Geschlechtes bei triploiden und einem haploiden Triton alpestris*. *Rev. Suisse Zool.* 52, 3.
1947. — *Experimentelle Auslösung von Heteroploidie durch Kältebehandlung der Eier von Triton alpestris aus verschiedenen Populationen*. *Genetica* 24.

1948. GEROLA, F. M. e VANNINI, E. *L'importanza del pH nella colorazione con verde di metile-pironina, usata da Brachet per la localizzazione istochimica dell'acido ribonucleinico*. Rend. Accad. Naz. Lincei 5, 1/2.
1949. — — — *La colorazione con verde di metile-pironina in mezzo tamponato nella ricerca degli acidi ribonucleici*. Boll. Soc. ital. Biol. sper. 25, 6.
1925. GLAESNER, L. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches (Molge vulgaris)*. Jena, Gustav Fischer.
1948. GREGG, J. R. *Carbohydrate metabolism of normal and of hybrid amphibian embryos*. J. exp. Zool. 109, 1.
1930. HADORN, E. *Über die Organentwicklung in bastard-merogonischen Transplantaten bei Triton*. Rev. Suisse Zool. 37.
1937. — — — *Die entwicklungsphysiologische Auswirkung der disharmonischen Kern-Plasmakombination beim Bastardmerogon Triton palmatus (♀) × Triton cristatus (♂)*. Roux' Arch. 136.
1951. — — — *Experimentell bewirkte Blockierung der histologischen Differenzierung in der Chorda von Triton*. Roux' Arch. 144.
1898. HERLITZKA, A. *Ricerche sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embrionale*. Roux' Arch. 6.
1923. HERTWIG, PAULA. *Bastardierungsversuche mit entkernten Amphibien-Eiern*. Roux' Arch. 100.
1938. HOLTRETER, J. *Differenzierungspotenzen isolierter Teile der Urodelengastrula*. Roux' Arch. 138.
1939. IVANOV, P. P. *Causes effecting the organization of axial primordia in amphibia gastrula*. Arch. russe Anat. 21.
1942. LEHMANN, F. E. *Über die Struktur des Amphibien-Eies*. Rev. Suisse Zool. 49, 2.
1945. — — — *Einführung in die physiologische Embryologie*. Birkhäuser, Basel.
1947. — — — *Über die plasmatische Organisation tierischer Eizellen und die Rolle vitaler Strukturelemente, der Biosomen*. Rev. Suisse 54, 2.
1949. — — — und BISS, R. *Elektronenoptische Untersuchungen an Plasmastrukturen des Tubifex-Eies*. Rev. Suisse Zool. 56, 2.
1945. LINDER, A. *Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure*. Birkhäuser, Basel.
1947. MIRSKY, A. E. and RIS, H. *The chemical composition of isolated chromosomes*. J. gen. Physiol. 31, 1.
1946. MONNÉ, K. *Struktur- und Funktionszusammenhang des Cytoplasmas*. Experientia 2, 5.
1948. MORGENTHAUER, H. *Über subhaploide Zellen in Triton-Transplantaten*. Rev. Suisse Zool. 55, 2.
1939. PORTER, K. R. *Androgenetic development of the egg of Rana pipiens*. Biol. Bull. 77, 2.

1932. ROMEIS, B. *Mikroskopische Technik*. 13. Aufl.
1950. ROETHELI, A. *Chemische Beeinflussung plasmatischer Vorgänge bei der Meiose des Tubifex-Eies*. Z. f. Zellforschung 35, 1/2.
1942. ROTMANN, E. *Über den Auslösungscharakter des Induktionsreizes bei der Linsenentwicklung*. Biol. Zentralblatt 62, 3/4.
1914. SAINT-HILAIRE, C. *Über die Veränderungen der Dotterkörner der Amphibien bei der intracellulären Verdauung*. Zool. Jahrb. (allg. Zool. und Physiol.) 34, 2.
1938. SCHOENMANN, W. *Der diploide Bastard Triton palmatus ♀ × Salamandra ♂*. Roux' Arch. 138.
1949. SCHOPFER, W. H. und ANKER, W. *Wirkung von Sulfonamiden und Antisulfonamiden auf das Wachstum von Pisum-Wurzeln in steriler Organkultur*. Experientia 5, 3.
1914. SPEMANN, H. *Über verzögerte Kernversorgung von Keimteilen*. Verh. deutsch. Zool. Ges. 24, Freiburg i. Br.
1945. STAUFFER, E. *Versuche zur experimentellen Herstellung haploider Axolotl-Merogone*. Rev. Suisse Zool. 52.
1931. TCHOU SOU. *Etude cytologique sur l'hybridation chez les anoures*. Arch. Anat. micr. 27.
1947. TURCHINI, J. *Etude comparative de réactions nucléales*. Acta Anatomica. 4, 1/2.
-



# Origine de la Tunique des Tuniciers

par

**M<sup>me</sup> PRUVOT-FOL.**

Sceaux

Avec 10 figures dans le texte

## AVANT-PROPOS

Le groupe des Tuniciers tient actuellement une bien petite place dans la bibliographie zoologique: quelques pages du « Zoological Record », moins encore, parfois une page ou deux seulement. Vers, Arthropodes, Mollusques en occupent quelque cinquante ou cent ! Serait-ce que tout est dit sur cet ordre de Prochordés et qu'il ne reste rien à découvrir à leur sujet ?

La systématique mise à part, les publications récentes s'intéressent au mode de bourgeonnement, à la composition du sang et à la tunique; au siècle dernier on a étudié le développement.

Ce groupe est cependant, si l'on y réfléchit, par bien des points le plus étrange de tout le règne animal. Par ses caractères inattendus, contradictoires, paradoxaux, il est à la fois apparenté aux animaux les plus évolués et semblable, par son mode de vie à ceux qui sont tout au bas de l'échelle; mieux encore, il montre des particularités qui ne se rencontrent que dans le règne végétal. C'est pourquoi il occupe entre les Vertébrés et les Invertébrés une position, si l'on peut dire, instable et incertaine.

Bien que les particularités qui distinguent les Tuniciers soient exposées dans tous les livres d'enseignement zoologique, et compulsés par SEELIGER dans Bronn's Klassen, une énumération très sommaire ne me paraît pas inutile.

Deux premiers faits distinguent ce groupe à la fois de tous les Invertébrés et de tous les Vertébrés.

- 1<sup>o</sup> L'existence d'une tunique contenant de la cellulose, hydrate de carbone non azoté, et produit par ailleurs exclusivement végétal.
- 2<sup>o</sup> L'existence de vanadium reconnue dans les tissus ou le sang de ceux d'entre eux qui ont été étudiés au point de vue de sa recherche, ce corps faisant également partie de la chimie végétale, et inconnu, semble-t-il, chez les animaux.

Autres caractères :

- 3<sup>o</sup> Existence d'un follicule interne sous la membrane ovulaire, dans l'ovule, follicule énigmatique que l'on ne connaît pas ailleurs, et qui a excité la curiosité de maint chercheur et fourni l'objet de mainte discussion qui est restée sans solution satisfaisante.

Rappelons encore :

- 4<sup>o</sup> La variété exceptionnelle des cellules sanguines.
- 5<sup>o</sup> L'existence d'un péricarde clos, non coelomique.
- 6<sup>o</sup> Le renversement périodique du sens du courant sanguin.
- 7<sup>o</sup> L'absence d'un organe d'excrétion communiquant avec l'extérieur et son remplacement par un « rein d'accumulation ».
- 8<sup>o</sup> L'absence d'un foie typique, remplacé par des glandes de la paroi stomacale et par une glande « pylorique » se déversant dans le rectum ; et  
L'existence d'une glande sous-ganglionnaire, où l'on a voulu voir un homologue de l'hypophyse des Vertébrés.
- 9<sup>o</sup> Le mode de développement inusité et la régression de la chorde dorsale et d'une partie du système nerveux.
- 10<sup>o</sup> Le mode ou les modes de bourgeonnement et de stolonisation ; la migration des bourgeons sur le stolon ; parfois la confusion des feuilletts ; et ce que l'on a appelé la « génération alternante ».
- 11<sup>o</sup> L'existence, chez les Appendiculaires, d'une capsule plus ou moins indépendante et renouvelable.
- 12<sup>o</sup> L'émission par certains d'une lumière à foyer localisé.

- 13° La vie fixée (ou qui parfois l'a été chez l'ascendant); la régression, la vie végétative, la nutrition au moyen de cils vibratiles, en contraste avec une parenté élevée, que l'existence momentanée d'une chorde fait attribuer au groupe.

### LA TUNIQUE

Les Tuniciers étaient autrefois des Mollusques; si aujourd'hui on les place non loin de l'origine des Vertébrés (pour DOHRN, ce sont des poissons dégénérés !), leur mode de vie passive et végétative est conditionnée par l'existence de la tunique.

Du temps où l'on cherchait une utilité à tout organe existant on lui a trouvé une fonction de protection contre les ennemis extérieurs et les invasions bactériennes; on pouvait se demander si elle était plus nuisible qu'utile, puisqu'elle transformait des animaux doués de mouvement et de sensibilité en semi-végétaux...

Qu'est-ce donc que cette enveloppe qui diffère de celle des autres animaux ?

Ce n'est qu'une cuticule, dit PIZON. C'est une cuticule, dit M. PRENANT dans son cours: « La tunique est essentiellement une sorte de cuticule que l'épiderme secrète à sa surface, mais elle est plus complexe qu'une cuticule banale... » Selon CHABRY, c'est un « mésoderme extérieur ». Cependant les ascidiologues emploient le mot cuticule pour désigner seulement la couche externe, mince, résistante, de la tunique; mais SAINT HILAIRE remarque que « le terme n'est pas tout à fait exact, il faudrait dire: la couche externe densifiée de la tunique... la couche externe ne se forme pas seulement au début de la sécrétion, mais pendant toute la croissance de l'animal ».

Pour cette couche, le terme couche corticale me paraît l'appellation la mieux appropriée, et qui ne préjuge pas de sa nature. Elle ne semble différer du reste de la tunique que par une plus grande densité, résultat du contact avec le milieu externe ou de la pression due à l'accroissement interne (les couches s'ordonnent parallèlement à la surface) et parfois par une proportion différente de ses éléments: cellulux et fibreux, et par des inclusions, des incrustations, des épines... La présence supposée d'un épiderme externe n'a pas pu être démontrée.

Je pense qu'il faut la considérer comme un complexe: une cuticule épidermique envahie par des cellules migratrices mésenchymateuses ou épidermiques qui en modifient la nature chimique et physique. La cellulose n'en forme pas toute la substance; elle contient en proportions variables de la matière azotée, peut-être de la chitine.

#### LA CELLULOSE ANIMALE OU TUNICINE

L'existence de cellulose dans la tunique des Ascidies est admise et prouvée par les réactions chimiques et physiques: solubilité, coloration spécifique et propriétés optiques sont les mêmes (ou peut-être très analogues) que celles de la cellulose végétale. Il y a cependant des Tuniciers chez lesquels sa présence n'a pu être démontrée; et la proportion, la résistance aux solvants, n'est pas chez tous la même.

De minces fragments de tunique de *Phallusia mamillata* résistent très longtemps à l'action du liquide de Schweitzer. Je ne sais si l'on a cherché à expliquer le fait singulier de la contractilité de la tunique de *Halocynthia papillosa* après sa séparation du corps de l'animal; y aurait-il ici migration de cellules musculaires?

Quant aux Appendiculaires, la présence de cellulose dans leur capsule a été niée (de même que chez *Doliolum*). Il n'existe pas, je pense d'étude récente sur ce point.

#### PROVENANCE DE LA CELLULOSE DANS LA TUNIQUE

Depuis MILNE-EDWARDS on s'est demandé quels éléments des tissus devaient être tenus pour responsables de la production de la « tunicine », ou de son élaboration aux dépens de la nourriture. Est-ce l'épiderme, producteur de petites plaquettes qui seraient de nature cellulosique? Ou bien des sphérules de glucose, trouvées dans les cellules « du testa » de *Ciona* se transformeraient-elles en cellulose? On a trouvé dans ces mêmes cellules un di- ou polyphénol, sous forme de granules chromatiques. Les deux faits seraient, dit-on indépendants l'un de l'autre et peut-être successifs.

Mais les réactions de coloration spécifiques de la cellulose sont trop brutales pour que l'on puisse déceler le début de sa formation dans la cellule même sans détruire les éléments de celle-ci, et pour



qu'on puisse suivre cette formation dans l'intimité des tissus. Les cellules chez lesquelles ont été trouvées les granulations auxquelles il a été fait allusion, ou cellules du testa, sont bien, en effet, ces cellules, ou calymmocytes; mais ce qui a été décelé, et qui n'est pas la cellulose, a été considéré comme un produit de cellule vitellogène.

Malgré sa grande diversité d'aspect, de consistance, d'épaisseur etc., la tunique contient presque partout de la cellulose. SCHMIDT, qui la découvrit, émit l'idée d'un enveloppement de l'animal par un tissu végétal, algue ou autre, ce qui parut extravagant à ses successeurs. Mais il avait renoncé à sa conception à cause du réseau vasculaire de la tunique, et à la suite de travaux divers sur le développement. Depuis lors on s'est résigné à l'idée qu'un animal — et un seul — avait la faculté de fabriquer une substance végétale, et le fait est enseigné par zoologistes, botanistes, physiologistes et chimistes.

Mais la résignation n'est pas une vertu scientifique; avant d'accepter le fait comme définitif, ne faut-il pas examiner si aucune autre supposition ne pourrait se présenter pour faire rentrer dans l'ordre des lois connues des faits aussi aberrants? Ne faudrait-il pas épuiser toutes les hypothèses et explications possibles?

Si la cellulose provient des organismes dont les Tuniciers font leur nourriture, il faut se demander par quel mécanisme elle est transportée dans la tunique; pourquoi tant d'autres animaux, qui se nourrissent de même, n'en ont pas trace; mais surtout si les quantités ainsi assimilées seraient suffisantes pour expliquer la teneur en tunicine de certaines tuniques; car une partie seulement du plancton est végétal, et la plupart des micro-organismes, même végétaux, n'en ont pas.

Si la tunicine est un produit de l'animal, il faut alors se demander quelles sont les cellules qui possèdent la faculté de la produire. On a attribué cette faculté tantôt aux cellules ectodermiques, tantôt à celles du mésenchyme émigrées dans la tunique.

Que l'épiderme ait un rôle dans la production de la tunique, cela n'est pas douteux; soit par une sécrétion à sa surface, soit par une desquamation de ses cellules, qui s'incorporent à sa substance. Le processus de sécrétion est visible en certains points où des filaments relient l'épithélium à la tunique, et spécialement autour des siphons, où l'adhérence est plus intime. Il se peut que la toute première couche de tunique embryonnaire soit, dans certains cas,

une production ectodermique et ne contienne pas de cellules; ce serait, jusque-là, une véritable cuticule qui, selon SALENSKY, ne contiendrait pas de cellulose. Quelle est sa composition ? Est-ce la même que chez les Vers, par exemple ?

L'apport de la tunicine que l'on y trouvera plus tard, serait alors dû aux cellules amaeboïdes migratrices; jusqu'ici cela n'est que rendu probable par le fait de l'absence de tunicine dans des cas où ces cellules font défaut.

L'adhérence entre l'épiderme et la tunique est généralement faible, parfois presque nulle, sauf au pourtour des siphons, des vaisseaux tunicaux et des stolons s'il y en a. Les Ascidiozoïdes des Ascidies composées se détachent facilement des cormus; certaines Ascidies simples peuvent être aisément déshabillées de leur tunique: (*Ascidella scabra* p. ex.) et la régénèrent en peu de jours. Chez d'autres (*Ascidia mentula*, *Phallusia mamillata*), l'opération ne réussit pas à cause de l'importance des vaisseaux de la tunique et de l'hémorragie consécutive à leur rupture.

Si l'épiderme avait un rôle exclusif ou prépondérant chez les Synascidies, on concevrait difficilement la fusion parfaite des tuniques des zooïdes en une masse unique, compacte, et sans limites internes, chez celles dont la tunique atteint une forte épaisseur. Mais elle contient partout de nombreuses cellules, qui ne manquent guère que chez les Appendiculaires et *Doliolum*.

« La tunique, dit CHABRY, consiste en une sorte de mésoderme extérieur, un tissu vivant par lui-même, ce qui le distingue de tous les exsudats muqueux, chitineux ou autres... Elle a une valeur anatomique différente des cuticules et des pièces calcaires des Mollusques... elle vit encore des heures séparée du corps; des fragments de tunique de *Pseudodidemnum* se meuvent de façon visible. »

#### LES CELLULES TUNICALES

Il n'y a donc aucun doute que les cellules tunicales jouent (presque partout) un rôle dans sa formation. Que sont ces cellules ? En partie des cellules détachées de l'épithélium; en partie des cellules mésenchymateuses ayant traversé l'épiderme; cet épiderme étant poreux, avec des lacunes entre ses cellules, ou bien ayant traversé les parois des vaisseaux externes. Elles sont de plusieurs sortes.

Il y a en outre dans plusieurs cas des algues parasites parfois très abondantes, qui contribuent à donner au cormus (*Amaroucium*), sa couleur caractéristique, et qui ne sont pas toujours faciles à distinguer des cellules pigmentaires propres à l'animal.

Il est admis que les cellules émigrées sont mésenchymateuses et proviennent de la cavité générale; elles sont, de même que les cellules sanguines, d'une variété extrême, et diffèrent d'une espèce à l'autre. Elles ont fait l'objet de nombreux travaux. Ce que je retiens pour l'instant, c'est qu'à un certain moment du moins, les cellules du testa ou calymmocytes font partie du mésenchyme: ce fait ressort de l'histoire du Pyrosome et de la Cyclosalpe chez qui une infection bactérienne, décelable par les colorants, les différencie nettement des autres cellules embryonnaires, c'est-à-dire de celles qui proviennent de la division des blastomères. (Ces bactéries sont celles qui produiront la lumière.) Là où cette infection n'a pas lieu, donc dans la majorité des cas, ces cellules ont été confondues avec les petits blastomères dont elles différaient peu et on a facilement cru à leur disparition, par dégénérescence ou phagocytose.

Ce sont par conséquent les découvertes de PANCERI, de JULIN et de PIERANTONI qui ont permis de démontrer la persistance de ces cellules qui s'insinuent entre les blastomères et qui plus tard constitueront ce qu'on appelle les « organes lumineux ». Il est à noter que l'on a cherché en vain chez les Tuniciers des organes hématopoiétiques, et que seuls les Pyrosomes et les Cyclosalpes possèdent ces amas de cellules situés dans des sinus (péricoronal et dorsaux), amas qui peuvent porter ce nom et qui, en même temps constituent ou fournissent les « organes » lumineux. Les amas sont formés de deux sortes de cellules; l'une, non infectée, prolifère par division caryokinétique.

Les Salpes ne possèdent pas ces « organes », mais fréquemment des cellules lumineuses éparses, qui peuvent avoir la même origine à partir des cellules du testa. Enfin il n'y a aucune raison de penser que la persistance ainsi constatée chez deux Familles n'existe pas aussi chez les autres Familles de Tuniciers possédant des calymmocytes dans leurs œufs, mais chez lesquelles ces cellules ne sont pas rendues décelables grâce à l'infection bactérienne, et fortement colorables.

Si elles persistent, elles feront partie de leur mésenchyme, et plus spécialement des cellules mésenchymateuses amaéboïdes



mobiles. J'irai plus loin encore: ces cellules du testa dispersées dans le mésenchyme, se rendront en partie, comme chez le Pyrosome, dans l'ovaire et pénétreront dans les jeunes ovules: C'est l'hypothèse que je vais exposer.

#### ORIGINE DES CELLULES DU TESTA

Ceci m'amène à la question controversée et jamais résolue de leur origine. « L'origine et la signification des cellules du testa, dit SEELIGER, peuvent bien être considérées comme la question de détail le plus souvent traitée et le plus discutée de l'histoire du développement des cellules génitales des Ascidies; et il n'y a guère de mode de production imaginable qui n'ait été décrit par les premiers auteurs comme étant effectivement le leur. »

En bref, on a assigné tantôt:

- A. Une origine endogène, nucléaire ou cytoplasmique.
- B. Une origine folliculaire (et par conséquent germinale).
- C. Une origine mésenchymateuse.

A. La première de ces hypothèses est abandonnée.

B. La seconde est le plus généralement admise. Il y a donc lieu de la discuter à la lumière des faits. C'est l'opinion des meilleurs spécialistes des Tuniciers: KOWALEWSKY, TODARO, SEELIGER, PIERANTONI, IHLE, CAULLERY, etc.

Mais il ne faut pas oublier de mentionner une nuance qui constitue, en fait, une différence assez considérable: ou bien les cellules du testa *sont* des cellules folliculaires. « On sait que la larve sortie de l'œuf est entourée de cellules folliculaires appelées Testazellen, qui se trouvaient déjà sur l'œuf et qui doivent correspondre à mon avis aux cellules du follicule de Graaf; ces cellules restent à la surface, se détachent et tombent » (KOWALEWSKY).

« Au cours de la segmentation se produit un phénomène absolument remarquable, la migration des cellules folliculaires de l'oviducte et de l'épithélium ovarien dans la cavité ovarique. Ces cellules recouvrent d'abord le massif blastomérique, puis y pénètrent, de sorte que les blastomères se trouvent séparés les uns des autres, enveloppés chacun dans une couche de cellules folliculaires » (P. BRIEN); et ailleurs: « Chez toutes les espèces de Salpes, les cellules folliculaires envahissent la cavité utérine. Ces cellules folli-



culaires ou calymmocytes, en prolifération caryocinétique active isolent les blastomères... »

Je pourrais multiplier les citations.

Comment expliquer cette confusion entre les follicules externe et interne, qui ne semble s'être produite que chez ceux des auteurs qui ont fait leurs observations principalement chez les Salpes ? C'est peut-être que chez elles il n'y a à aucun moment deux couches distinctes, folliculaires, concentriques, comme chez les Ascidies, mais grâce à leur mode de développement vivipare, avec placenta et enveloppes, une très grande difficulté à discriminer entre deux sortes de cellules pouvant avoir des origines et des rôles différents, et ne présentant pas la diversité d'aspect que l'on voit ailleurs ?

C'est un cas embarrassant à cause des contradictions que l'on trouve dans divers ouvrages. On ne trouve pas exprimée l'opinion que les calymmocytes proviennent du follicule, mais souvent l'expression cellules folliculaires *ou* calymmocytes. Si je tente de me faire une opinion en comparant textes et figures, car je n'ai pas eu l'occasion d'étudier ce matériel personnellement, j'arrive aux conclusions suivantes: Il y a bien des cellules du testa, mais elles ne s'étalent pas sur le vitellus: Il faut les chercher dans un amas « cellules lécithiques » de TODARO, qui se trouve au fond du sac ovulaire, dont les éléments se mêlent ensuite aux blastomères, et que par exemple IHLE appelle, d'après SALENSKY, « Eingewanderte Follikelzellen ». Le stade représenté est à quatre blastomères; l'oviducte est encore ouvert; rien ne prouve une prolifération du follicule, ni ne contredit la possibilité de la pénétration de cellules mésenchymateuses dans l'ovule.

Nous voyons donc le follicule externe et l'interne (calymmocytes), tantôt confondus sous une seule dénomination, tantôt dérivés l'un de l'autre. M. CAULLERY, par exemple, affirme que les calymmocytes proviennent du follicule externe, sans d'ailleurs donner les raisons de cette opinion, tandis que deux auteurs récents, LIEBMANN et NILS KNABEN expriment des opinions différentes.

La pénétration de cellules germinales sœurs de l'ovule dans l'ovule très jeune et qui lui servent de nourriture, est très probable, étant un fait fréquent dans le règne animal: PIERANTONI a constaté deux immigrations successives, l'une avec multiplication caryokinétique, la seconde avec division amitotique; s'agit-il bien de

cellules de même origine ? Et si ailleurs les deux invasions étaient simultanées, serait-il possible de distinguer les éléments ? N'a-t-on pas pu confondre deux phénomènes distincts ? L'aspect des cellules folliculaires diffère énormément d'une famille à l'autre, des Thaliacés, où elles sont amincies en membranes, aux Ascidies où elles sont vacuolaires, spumeuses, et forment un appareil de flottaison.

Thaliacés: les cellules du testa sont plus grosses, plus ovales et contiennent un très petit noyau et des granulations colorables. On remarque sur les figures de JULIN et de PIERANTONI un amas à peu près lenticulaire de cellules au voisinage de la vésicule germinative (ce qui avait pu faire croire qu'elles en provenaient), amas des futures cellules du testa qui pénètrent par le hile ou point d'attache du sac embryonnaire lorsqu'il y en a un. Ailleurs (Pyrosome), on les voit engagées entre les cellules du follicule: Elles s'en détachent, suivant l'opinion courante, ou bien le traversent, suivant celle de quelques auteurs récents, qui est aussi la mienne; et cette dernière opinion peut s'appuyer sur les dessins mêmes d'auteurs tels que JULIN, PIERANTONI, SEELIGER qui, croient à leur origine folliculaire; figures dont l'analyse suivra.

C. Les cellules du testa sont mésenchymateuses. Elles pénètrent dans l'ovule en traversant le follicule, obéissant à quelque tropisme chimique.

Cette hypothèse n'est pas nouvelle. Déjà SEELIGER en avait l'intuition lorsqu'il disait: « Peut-être les calymmocytes ont-ils une double origine folliculaire et mésenchymateuse. » Idée qui, telle quelle, est difficilement admissible. Il y renonça d'ailleurs plus tard. Et cependant c'est à lui que l'on doit quelques dessins qui parlent clairement en faveur de la troisième hypothèse. Il avait d'abord exprimé l'opinion que non seulement les cellules du testa mais même les cellules folliculaires, étaient d'origine mésenchymateuse, les premières étant destinées à la nourriture, les secondes à la couverture de l'ovule. Mais ces notions paraissent un peu vagues.

Cette troisième hypothèse C est soutenue par LIEBMANN et par NILS KNABEN. Selon ce dernier, les cellules folliculaires proviennent de matériel génétique. Il croit qu'elles ne se multiplient pas sur place, mais sont des cellules migratrices mésenchymateuses (n'est-ce pas contradictoire ?) « Quand l'ovule a atteint 45 à 50  $\mu$  (*Corella parallelogramma*), on voit apparaître de ci de là des

cellules qui se distinguent à plusieurs points de vue des cellules folliculaires environnantes: plasma plus clair, forme fuselée; ces cellules, qui s'identifieront plus tard avec les cellules du testa, sont en train de pénétrer dans le follicule... l'immigration est rapide et simultanée... » KNABEN ne dit pas si ces cellules sont des cellules migratrices autonomes venues du dehors.

LIEBMAN fait provenir les cellules du testa du mésenchyme. Il les appelle « Tréphocytes » et leur assigne un rôle nourricier. Il assure que ces cellules sont répandues dans tout le corps, dans tout le système sanguin, et pénètrent de bonne heure dans les ovules.

#### ANALYSE D'OUVRAGES CONCERNANT LES CALYMMOCYTES, ET DES DESSINS

Les dessins proviennent de JULIN, de STIER, de PIERANTONI et probablement de SEELIGER (sans indication d'auteur, dans le volume de Bronn's Klassen...) Les dessins de PIERANTONI se rapportent aux organes lumineux des Pyrosomes; et comme il constate après JULIN, que ces organes sont constitués par des cellules contenant des inclusions vermiformes qu'il regarde, de même que BUCHNER, comme des bactéries; comme d'autre part il montre que ces cellules infectées sont des cellules du testa, cette note est de la plus haute portée pour l'étude de ces cellules, ainsi que la planche VIII, qui l'accompagne. En effet, ces inclusions parasitaires leur confèrent une physionomie très particulière et si facile à distinguer qu'il a pu suivre leur évolution dans l'œuf et l'embryon avec leurs parasites, et jusque dans les bourgeons du cyathozoïde. Il croit que c'est au moment de l'infection de certaines cellules folliculaires que celles-ci se détachent, émigrent dans l'ovule et « deviennent » les cellules du testa; que celles-ci ne disparaissent pas, mais comme l'avait vu JULIN, pénètrent dans l'embryon et constituent ses organes lumineux.

Qu'est-ce alors qui détermine cette migration et cette transformation en cellules du testa chez ceux des Tuniciers qui n'ont pas d'organes lumineux, pas de bactéries, c'est-à-dire chez la grande majorité d'entre eux ? Et en ce cas que deviennent-elles ?

Il ne peut y avoir de doute sur les observations de JULIN et de PIERANTONI; ce n'est que sur leur interprétation que l'on peut se faire une opinion différente.



Pendant l'accroissement de l'ovocyte (PIERANTONI), les cellules du follicule se multiplient par mitose, peu à peu plus lentement; puis cessent, et alors de cylindriques deviennent pavimenteuses. Puis survient l'envahissement par les spores de bactéries, et une multiplication des noyaux par amitose (avec pont persistant entre les noyaux); puis prolifération des bactéries et migration de cellules infestées à l'intérieur de l'ovule; une fois la multiplication des bactéries achevée, la cellule ne se divise plus. L'ovule en contient environ 400 qui se répartiront entre les quatre ascidiozoïdes primitifs. Ces quatre cents cellules proviendraient donc des cellules « pavimenteuses » du follicule par une nouvelle prolifération différente de la première, et amitotique, et c'est la pénétration des bactéries qui devrait être tenue pour responsable de ce réveil de cellules épuisées, aplaties, auxquelles elle conférerait un renouveau de vitalité aussi considérable ? Admettons-le. Mais alors comment expliquer la naissance des cellules du testa partout où il n'y a pas de bactéries, et où néanmoins on a constaté leur existence ?

Sur la figure 9, planche VIII de l'ouvrage cité, nous voyons en effet les spores pénétrer dans l'enveloppe de l'œuf et des noyaux se diviser. Du moins cela se passe au-dessus du pôle animal, dans une aire épaissie de cette enveloppe. Malheureusement les limites cellulaires ne sont pas dessinées; par contre, dans la figure 8, où l'on voit un calymmocyte infesté engagé dans le follicule et un autre en dehors de lui, les membranes sont très nettes. Au sujet des calymmocytes situés hors de l'œuf, je cite l'auteur, car cela a son importance: « Un altro fatto... ha una certa importanza... Tale fatto è la presenza de intere cellule luminose <sup>1</sup> (o testacee, che como è noto è lo stesso), fuori dell'uovo, presso il follicolo di uova completamente accresciute, ed ancora di tali cellule nello spessore della parete del follicolo: fig. 8. Ciò mette fuor dubbio la possibilità che intere cellule possano attraversare il follicolo. » Selon lui, ce seraient donc des cellules du testa qui seraient sorties de l'œuf. Il refuse de croire que les cellules du testa soient des cellules immigrées du dehors.

C'est une autre interprétation de ces faits que je voudrais suggérer.

---

<sup>1</sup> La figure citée n'en montre qu'une, mais le pluriel indique que l'auteur en a vu d'autres.



Pourquoi supposer que ces cellules sont sorties de l'ovule, et non pas qu'elles étaient sur le point d'y entrer ? En ce cas ce pourraient bien être des cellules mésenchymateuses destinées à devenir cellules du testa; et de même celles qu'on voit engagées dans le follicule, qui n'y seraient que de passage, venant du dehors et le traversant pour aller former la couche des calymmocytes. Ce processus, rendu visible par le fait qu'ici les cellules contiennent des bactéries, est ailleurs beaucoup plus difficile à déceler.

Sans entrer dans le détail de la production des organes lumineux des nombreux ascidiozoïdes d'un Pyrosome, notons seulement qu'une fois arrêtée la division des cellules infestées, le grand nombre d'éléments nécessaire à tout le cormus proviendrait selon l'auteur de cellules mésenchymateuses en amas localisés, infestés à leur tour. Il admet donc que ces bactéries peuvent infester deux sortes d'éléments d'origine totalement différente: cellules germinales du follicule et cellules mésenchymateuses, et que dans toutes deux elles auraient un même effet: la production de lumière. Cela semblerait tout au moins plus naturel, à priori, si ces éléments étaient de même origine.

Ces cellules infestées hors de l'ovule, constatées par PIERANTONI, ne sont-elles pas des cellules mésenchymateuses infestées avant leur pénétration, de même que celles engagées dans le follicule, et le même phénomène ne se produit-il pas d'une façon identique, mais moins visible là où n'existent pas d'organes lumineux ? L'infestation ne serait pas alors la cause de leur migration dans l'ovule.

D'autres images viennent corroborer cette idée; principalement une figure par SEELIGER, qui montre des ovules de *Claveline* juxtaposés, laissant entre leurs contours arrondis des espaces; ces espaces sont remplis de cellules folliculaires identiques à celles qui entourent chaque ovule d'une couche unique. On les distingue, malgré le faible grossissement de la figure, à leur aspect vacuolaire avec noyau pariétal; elles sont petites et presque sphériques. Or, à l'intérieur du follicule on voit des cellules plus grosses, de forme régulière, non vacuolaires, avec de nombreux granules. Et on en retrouve hors de l'ovule et hors du follicule, dans l'espace inter-ovulaire, qui ont exactement les mêmes caractères, et dont l'un est engagé entre les cellules d'un follicule. Or il n'y a pas ici d'organes lumineux; mais on voit la même apparence de cellules

mésenchymateuses pénétrant dans l'ovule et devenant des calymmocytes.

Les cellules folliculaires revêtent des aspects extrêmement divers chez les Familles de Tuniciers; on peut cependant les grouper selon deux types généraux. Chez les œufs à développement externe, Ascidies, et en particulier *Ciona*, elles gonflent, se vacuolisent et servent d'appareil de flottaison; là où le développement est interne, elles s'aplatissent et forment une membrane. Les calymmocytes aussi diffèrent chez les différents groupes. De plus il est probable qu'ils se modifient dans le courant de leur existence; c'est pourquoi il est si difficile de suivre leur sort hors de l'ovule, à son intérieur, pendant la segmentation, et enfin à l'éclosion. Quelques caractères cependant paraissent assez constants. Leur noyau est petit et achromatique, de sorte que son existence avait été niée tout d'abord; il y a dans ces cellules des inclusions, des granules parfois réfringents. Enfin personne ne les a vues en mitose<sup>1</sup>, bien qu'elles se multiplient parfois abondamment. Si elles persistent, et si plus tard certaines d'entre elles se rendent dans la tunique comme l'a supposé MILNE EDWARDS qui leur a donné leur nom de « cellules du testa », il faut donc chercher quelles sont les cellules tunicales qui leur ressemblent. Ce n'est point une chose facile: SAINT-HILAIRE a décrit jusqu'à 14 cellules de la tunique chez une espèce; et elles varient d'une espèce à l'autre. Celles du liquide sanguin ne sont pas moins nombreuses, comme l'ont montré AZEMA et J.-M. PÉRÈS. Nous en trouvons décrites par ce dernier sous le nom de cellules à noyau achromatique, dont les grains se colorent vitalement au rouge neutre; elles font partie du sang et émigrent dans la tunique.

#### DESTINÉE, RÔLE OU « UTILITÉ » DES CELLULES DU TESTA

Plus encore que sur leur origine, les opinions diffèrent au sujet de leur rôle. Mis à part celui de former les organes lumineux, qui est un rôle exceptionnel et en quelque sorte accidentel, il leur en a été attribué plusieurs que je ne puis rappeler que brièvement, et qui sont exposés dans les traités.

---

<sup>1</sup> Sauf P. BRIEN; mais il s'agit de « cellules folliculaires devenant des calymmocytes ».

Pour SALENSKY, elles devaient remplacer les blastomères dans la formation de l'embryon, les blastomères étant éliminés; pour BROOKS, elles ne servaient plus que de guides pour les blastomères, et formaient une sorte de moule dans lequel s'organisaient les formes des organes de l'embryon. Là où on peut les suivre, on les voit s'insinuer partout où les blastomères en division laissent un espace libre; et l'on aurait plutôt l'impression, chez les Thaliacés, que la segmentation et l'organisation se font malgré elles, et non pas grâce à elles. On a enfin pensé encore qu'elles servaient de nourriture et étaient phagocytées par les blastomères (« Tréphocytes » de LIEBMAN).

La question de l'utilité de la luminosité pour le Pyrosome a été discutée; on ne peut en trouver aucune. Quant aux calymmocytes, il fallait aussi leur découvrir un rôle utile. Bon ou mauvais, utile ou néfaste, ils sont si généralement répandus, qu'il faut bien leur trouver un rôle; par leur fréquence, leur nombre, le stade précoce de leur envahissement, ils ne peuvent être indifférents. On s'est donc posé depuis longtemps les trois questions:

D'où viennent-ils ? Que deviennent-ils ? A quoi servent-ils ?

Les phénomènes de l'ovulation, de l'embryogénèse, offrent une telle diversité chez les Tuniciers qu'aucun auteur, à ma connaissance, n'en a fait une étude comparative générale. Dans les « Klassen » de Bronn, chaque grand groupe est traité par un auteur différent et spécialisé. La partie de l'ouvrage consacrée aux généralités ne fournit guère de détails comparatifs et laisse subsister toutes les incertitudes et les divergences. Il reste nombre de problèmes non résolus.

Les cellules phagocytées dans l'œuf sont-elles des calymmocytes comme le veut TODARO, ou des cellules germinales englobées de bonne heure ? Rôle nutritif: c'est celui que leur attribue LIEBMAN.

MILNE-EDWARDS, qui leur a donné le nom de cellules du testa<sup>1</sup> leur attribuait le rôle de former la tunique, qu'il appelait testa comme chez les Mollusques. C'est trop leur demander; mais CHABRY et SALENSKY assurent qu'il n'y a pas de tunicine dans la tunique avant l'apparition des cellules tunicales; de plus nous verrons qu'on n'en a pas trouvée dans certaines tuniques où manquent les cellules à l'état adulte.

---

<sup>1</sup> Selon l'interprétation du rôle qu'on leur attribue, ils ont changé de nom.



J'ai pratiqué la fécondation artificielle chez des *Ascidia* et des *Phallusia*, entre autres; les cellules folliculaires se désagrègent de bonne heure pendant que se forme la larve, tandis que les cellules du testa persistent; tant que les deux couches existent, elles se colorent différemment par la thionine. Quand la larve éclot, des calymmocytes persistent autour de la larve.

Chez les larves, peu après leur fixation sur des lames de verre, la tunique qui commence à se former en est encore parsemée (fig. 1). Leur absence dans la jeune tunique n'est donc pas un fait général. Malheureusement, lorsque j'ai voulu revoir des larves à ce stade, les fixer et les colorer, je ne me trouvais plus dans les mêmes conditions où j'avais une première fois réussi à les obtenir, et où je ne m'étais pas encore posé les questions exposées ci-dessus; c'est à Banyuls, en hiver, que ces élevages avaient réussi; mais, bien que les Directeurs des laboratoires de Monaco, puis de Dinard, et enfin de Villefranche m'aient procuré le même matériel en plus ou moins grande abondance, ce dont je les remercie très vivement, je n'ai pas eu la chance de trouver ces Ascidies au même point de maturité, et je n'ai eu qu'un très petit nombre de larves, qui ne se sont pas fixées. Il est maintenant trop tard pour que je puisse espérer reprendre cette étude, et c'est ce qui m'a décité à publier sans appuis suffisants une hypothèse qui m'a été suggérée surtout

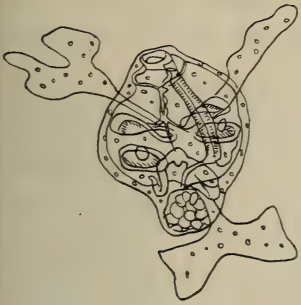
---

#### LÉGENDE DES FIGURES 1 A 10.

- 1 et 2. Larves fixées de *Phallusia mamillata* peu de jours après leur fixation sur lames de verre.
  3. Larve plus âgée d'un jour, vue de côté.
  4. Cellules d'un œuf d'*Ascidia mentula* à l'éclosion, colorées.
  5. Cellules du sang d'*Ascidia* sp.; sur le frais.
  6. Cellules du testa d'un *Polycarpa*, v, vitellus.
  7. Des larves d'*Ascidia mentula* avec cellules du testa à la surface et dans la tunique larvaire.  
(Les organes internes ne sont pas représentés). En C, la queue est en régression. La position des cellules a été repérée à la chambre claire.  
En  $a_1$  cellules de la superficie un peu plus grossies.
- Les figures suivantes sont schématisées d'après divers auteurs: 8, d'après N. Knaben; 9, d'après G. Neuman; 10, d'après Seeliger. *a* et  $a_1$ , cellules du testa; *b*, cellules folliculaires.



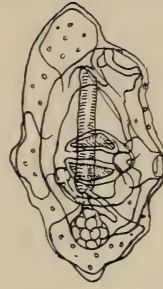
I



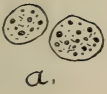
II



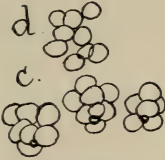
III



IV



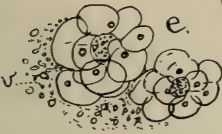
a.



c.



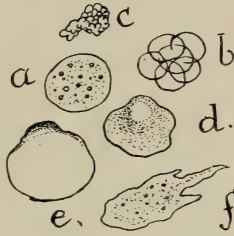
b.



e.

VI

V



a.

b.

d.

e.

f.



b.

a.

X



a1.



b.

a.

IX



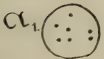
a.

VIII



a.

b.



a1.

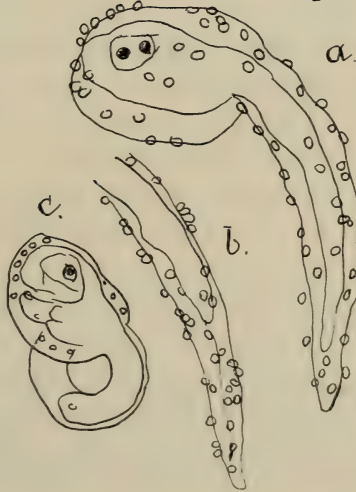


b.

VII



a1.



a.

b.

c.

par l'étude approfondie des travaux déjà publiés. Hypothèse qui pourrait expliquer certains faits, et qui, me semble-t-il, n'est démentie par aucun.

Les cellules du testa adhérant à la tunique larvaire n'auraient, selon CHABRY déjà cité, aucune part à la formation de celle-ci. « La tunique de cellulose reçoit ses premiers éléments cellulaires de l'ectoderme sous-jacent »; mais il ajoute que la tunique est « une sorte de mésoderme extérieur, vivant par lui-même ». Il ne croit donc pas que toutes les cellules de la tunique sont ectodermiques. Seraient-ce des cellules du testa ? « Plus tard, quand les cellules du testa sont devenues mésenchymateuses »... J'en reviens à ce que j'avais supposé déjà : La tunique est d'abord un exsudat ectodermique, une cuticule. Dans cette cuticule pénètrent (souvent) des éléments mésenchymateux qui tous, ou en partie, s'y désagrègent en y incorporant leur substance ou leurs produits; et ces produits sont peut-être cellulaires.

Envisageons d'abord les deux groupes qui n'ont pas de cellulose dans leur manteau : les Appendiculaires et les Doliolidés.

L'embryologie des Appendiculaires est fort peu connue<sup>1</sup>; les quelques notions que l'on possède sont fragmentaires et anciennes. De plus, leur capsule, qui a fait l'objet de très remarquables travaux, a été surtout étudiée au point de vue de sa structure dont les détails ont été minutieusement décrits par LOHMANN. Nous savons :

- 1° Que cette capsule est très inégalement développée selon les Familles; qu'elle est caduque et subit des sortes de mues; que sa production est rapide; que selon H. FOL<sup>2</sup>, elle ne se colore ni par les colorants de la cellulose, ni par l'acide osmique, ni par le nitrate d'argent.
- 2° Qu'elle ne contient pas de cellules; on n'a pas trouvé d'ailleurs de cellules sanguines non plus.

<sup>1</sup> Les quelques faits connus proviennent des travaux de H. FOL, 1872; BOLLES LEE, 1884 et SALENSKY, 1902.

<sup>2</sup> H. FOL, 1872; LOHMANN, 1889; MERTENS,

<sup>3</sup> Le rôle de la capsule d'*Oikopleura* pour la capture des éléments est douteux; le rôle respiratoire n'est guère plus probable. Elle peut servir de flotteur et économiser les efforts de l'animal pour se maintenir à flot dans un milieu moins dense que lui (LOHMANN), mais il la quitte fréquemment et facilement; et les changements de profondeur diurnes et nocturnes sont trop rapides, a-t-on constaté, pour être accomplis à son intérieur.

3° Que l'ovule, pour autant que ce stade est connu, ne contient pas de cellules du testa.

L'antiquité de cette famille de Tuniciers est démontrée par la trouvaille d'un fossile du Cambrien, *Oesia disjuncta*, à la surface duquel on peut distinguer les cellules ectodermiques productrices de la capsule. Chez le *Doliolum*, la queue persiste moins longtemps. Chez celui-ci, de même, selon ULJANIN, il n'y a ni cellules, ni tunicine dans l'enveloppe. Il y aurait ici, cependant, des cellules du testa dans l'ovule, mais celles-ci seraient expulsées au moment où se forme la membrane de fécondation. Les études sur ces familles sont pour la plupart anciennes et ne peuvent, qu'avec prudence être utilisées pour appuyer une hypothèse. Tandis que, chez *Doliolum* la tunique est très mince et ne contient pas de cellules, elle est chez *Doliopsis* épaisse et en contient. Et si l'on ne trouve plus les calymmocytes à la surface de l'embryon, on peut se demander s'il n'en a pas pénétré dans son intérieur comme chez le Pyrosome et si, plus tard, on ne pourrait les reconnaître dans ces énigmatiques cellules qui, voyageant à la surface de cette mince tunique, transportent les bourgeons et qu'on a appelés « Phorocytes » ? Cette supposition n'est pas plus extraordinaire que les faits eux-mêmes constatés par ULJANIN, BARROIS et KOROTNEFF et devenus classiques.

Que sont ces phorocytes ? D'où viennent-ils ?

Selon NEUMANN ce sont des cellules ectodermiques de la base du stolon, migratrices et amiboïdes; ce rôle ne paraît pas cadrer avec les notions généralement admises au sujet des cellules ectodermiques; si le fait a été dûment constaté, il doit prévaloir sur tout raisonnement; mais l'a-t-il été ?

#### UNE HYPOTHÈSE

Au milieu de tant d'opinions contradictoires, est-il permis de faire un choix et d'émettre une hypothèse de nature à expliquer certains faits et certaines anomalies constatées ?

Une fois admise la nature mésenchymateuse des calymmocytes et d'autre part leur persistance dans l'embryon dans le système sanguin duquel ils circulent, il n'y a aucun empêchement à ce qu'ils continuent le même circuit, qui forme un cycle fermé. Ainsi



ces cellules énigmatiques ont jusqu'à un certain point leur vie propre, autonome, elles vivent dans l'animal et s'y multiplient comme dans un hôte, puisqu'à aucun moment elles ne dérivent de la vésicule germinative et des blastomères qui en proviennent.

Mais alors on est amené à se demander s'il ne s'agirait pas là d'un cas de symbiose: symbiose fort ancienne et qui aurait eu sur l'évolution des Tuniciers une influence profonde et durable. Car si ce sont les calymmocytes qu'il faut rendre responsables de la production de la tunicine, ils ont par ce fait modifié considérablement la morphologie et la physiologie de cette classe et conditionné ses caractères si particuliers.

Cette hypothèse serait peut-être corroborée par le fait que les Appendiculaires, les plus anciens d'entre eux, ont si peu varié depuis le Cambrien, conservant leur chorde, leur queue, leur mobilité, que les autres membres, dégénérés, ont perdus.

Si cela était, il serait nécessaire de connaître la nature du symbiote. Il serait de nature végétale puisqu'il produit de la cellulose. Peu de protophytes en produisent. Il y en a cependant chez quelques-uns, et même chez une bactérie; on en a trouvé chez des Péridiniens, chez quelques champignons, chez les Trichomycètes.

Comment pourrait-on apporter la preuve d'une telle hypothèse ? Par la culture du symbiote, évidemment; mais cela paraît dès l'abord exclu.

Le symbiote, si symbiote il y a, est depuis trop longtemps et trop parfaitement adapté à son hôte, trop intimement mêlé à son existence pour pouvoir être élevé sur un milieu artificiel. Par contre, il serait certainement plus aisé de démontrer son inanité en suivant l'histoire du follicule, en démontrant son origine germinale, et en montrant de façon indubitable que les cellules du testa en dérivent. Mais cette démonstration, qui la réduirait à néant, reste également à faire. Une citation montrera quelles sont les difficultés à prévoir.

« Il y a infection normale dans le cas où l'on trouve toujours pour les plantes d'une même espèce, les tissus envahis de la même manière, par un même champignon... Si dans ce cas l'infection a encore pour conséquence l'apparition de certains caractères chez les êtres atteints, ces caractères doivent exister, comme l'infection elle-même, chez tous les individus de l'espèce, et ils ont dû forcément être considérés comme des caractères spécifiques; en un mot, ce



ne sont plus des symptômes indicateurs permettant de prévoir immédiatement l'infection.

Il y a là pour la reconnaissance des infections normales une difficulté réelle, qui peut seule expliquer que l'on soit relativement peu avancé dans leur étude <sup>1</sup>. »

#### QUELQUES RÉSULTATS DE RECHERCHES PERSONNELLES

Ces recherches, auxquelles j'ai déjà fait allusion : élevages de larves d'Ascidies et leur fixation; colorations vitales des œufs fécondés artificiellement, n'ont pu être répétées faute d'avoir pu retrouver du matériel à l'état de maturité voulu. Les résultats ont été fragmentaires. Les voici sommairement exposés.

##### *Essais de coloration vitale.*

*Ascidia mentula*. Des œufs, après fécondation artificielle: au bout de 13 heures l'embryon est recourbé, la chorde est formée, mais la queue n'a pas toute sa longueur. De nombreuses cellules du testa sont adhérentes sur toute sa surface en couche discontinue, mais ne se séparent de l'ectoderme que dans l'angle que forment ensemble les deux parties « tête » et queue de la larve. Si l'on colore par le rouge neutre, les cellules folliculaires, non encore spumeuses, se colorent en rouge virant au rouge brun et empêchent de voir l'intérieur de l'œuf par transparence.

A l'éclosion les larves sont couvertes de nombreuses cellules du testa, superficielles ou engagées dans la tunique, environ 50, mais parfois plus, ou moins.

*Ciona intestinalis*. Deuxième jour du développement. Coloration des œufs par la thionine. Les cellules folliculaires sont rose-mauve, les calymmocytes vert bleu; l'embryon non coloré. Le follicule est en voie de régression.

*Ascidia mentula*. Après un essai de fécondation qui ne paraît pas avoir donné de résultat; le lendemain, une coloration par le bleu de toluidine; le follicule spumeux est coloré en rose, les cellules du testa en bleu. Ces dernières forment sur le vitellus une couche discontinue; la coloration s'accroît sur les granulations

---

<sup>1</sup> BERNARD. La Tubérisation (Thèse).

de ces cellules, qui deviennent bleu foncé. Ces cellules sont plus petites que les cellules folliculaires, plus compactes, non spumeuses. On aperçoit une seconde membrane, celle qui a été appelée membrane vitelline, entre le vitellus et les calymmocytes.

Coloration par le sulfate de bleu de Nil. Le follicule se colore fortement en bleu violet; les cellules du testa en bleu vert, mais faiblement.

Par le rouge neutre, le follicule spumeux se colore en rouge-saturne à vermillon tournant au rouge cuivre; les cellules du testa sont légèrement rougeâtres, les granules sont carmin foncé.

Par la thionine, le follicule se colore en rose pâle, les noyaux des cellules en rose violacé. Dans les calymmocytes, les granules sont bleu à bleu violet foncé.

On constate donc partout une colorabilité différente entre ces deux ordres de cellules; elles diffèrent aussi d'aspect, celles du follicule étant muriformes, tandis que celles du testa sont ovalaires et polygonales par places, là où elles sont serrées en plages plus denses. Mais celles que l'on voit sur les larves se montrent comme bosselées, en forme de petites rosaces, sans paraître prêtes à se désagréger. A ce moment, leur noyau est central et plus facile à voir.

Lors de tous ces derniers essais, le pourcentage des larves a été très faible; elles ont servi aux essais de coloration et il n'a pu être obtenu de fixations sur lames.

Les larves de *Phallusia* fixées obtenues précédemment avaient été dessinées; j'en reproduis ici quelques figures. Les dates notées étaient fin janvier et février.

On voit la tunique des papilles adhésives s'étaler sur le support et se subdiviser en digitations aplaties. Partout sur la larve, comme sur ces digitations, la tunique contient de nombreuses cellules du testa assez régulièrement réparties. Y a-t-il déjà à ce stade des cellules émigrées? Je ne saurais le dire, car il y avait déjà des cellules dans la tunique de la larve. S'il y en a, elles ne peuvent en être distinguées.

#### CONCLUSIONS

Depuis quelques années les exemples de symbioses et ceux de parasitisme qu'il n'est pas toujours possible d'en séparer, se sont multipliés, et l'on a été jusqu'à soupçonner certaines parties

constituantes de la cellule; ainsi le noyau, les mitochondries, ce qui n'a pas été accepté. Mais il en est un bon nombre qui sont devenus classiques, en particulier, les cas de symbiose chez les insectes, avec transmission par l'œuf, mycétomes... (BUCHNER). Symbiose des bactéries lumineuses chez les Poissons, les Céphalopodes... et le Pyrosome. Il est admis sans conteste qu'il n'y a pas de chlorophylle animale, que là où on en trouve, elle provient d'algues symbiotiques (Zoochlorelles). Enfin dans la plupart des cas (certains prétendent même toujours), la luminosité chez les animaux est due à une infection de bactéries.

La production de cellulose par des organismes animaux et des organismes assez élevés dans l'échelle a de quoi surprendre et n'a en aucune façon été expliquée.

Cette étude ne peut prétendre avoir prouvé l'existence d'une symbiose chez les Tuniciers, mais seulement sa possibilité; il ne s'agit que d'une hypothèse qui, si elle se vérifiait, lèverait plus d'une difficulté.

#### ADDENDUM

Dans l'Atlas du volume de Bronn's Klassen, les figures suivantes illustrent les faits que j'ai cherché à mettre en lumière.

De même que la figure 151 B, dans le texte, la planche XXVII, figure 6 montre le passage de cellules mésenchymateuses traversant le follicule, chez la *Claveline* (ici elles ne sont pas bien différentes d'aspect des cellules folliculaires). Les figures 8, 9 et surtout 10, montrent à quel point elles diffèrent; et plus encore chez *Ciona*, figure 11. Tandis que la figure 5 rend très probable le développement du follicule aux dépens d'ovules entourant l'ovule en croissance.

La figure 11, planche XXVI chez le Botrylle, montre les cellules mésenchymateuses accolées au follicule et les cellules du testa identiques avec elles, tandis que celles du follicule sont beaucoup plus petites.

Sur la planche XXVIII, des cellules contenues dans la queue larvaire de *Clavelina* sont appelées « Testazellen »; figure 5. Et nous voyons chez *Fragarium*, figurée par Salensky, une plaque de Calymmocytes (tzip = Testazellenplatte), entre l'ectoderme embryonnaire et le follicule, du côté du hile, dans le même espace circulaire que les cellules du testa dispersées autour de l'ovule.

---

## BIBLIOGRAPHIE

1929. AZÉMA M. *Le tissu sanguin des Polyclinidae*. C.R. Soc. Biol. Paris 102, pp. 918-920.
1930. AZÉMA H. et PIED H. *Recherche du vanadium dans le sang des Ascidies*. C.R. Acad. Sc. Paris 190, pp. 220-222.
1901. BERNARD. *Etudes sur la tubérisation*. Thèse sc. Paris.
1859. BERTHELOT M. *Sur la transformation en sucre de la chitine et de la tunicine, principes immédiats contenus dans les tissus des animaux invertébrés*. Annales de chimie, t. 56, pp. 149-156.
1934. BRIEN P. *Contribution à l'étude de l'embryogénèse des Tuniciers*. Ann. Soc. Zool. Belge 64, pp. 21-58.
1893. BROOKS W. K. *The genus Salpa*. Mem. Johns Hopkins Univ. 371 pp.
1930. BUCHNER P. *Tier und Pflanze in Symbiose*. 2<sup>e</sup> éd., 900 pp.
1894. CAULLERY M. *Sur les Ascidies composées du genre Distaplia*. C.R. Acad. des Sci. 118, n° 11, pp. 598-600.
1887. CHABRY L. *Embryologie normale et tératologie des Ascidien*s. Journ. Anat. et Phys. XXIII, pp. 167-319.
1896. FLODERUS M. *Ueber die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien*. Zeitsch. Wiss. Zool. LXI, pp. 163-260.
1872. FOL H. *Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine*. Mem. Soc. Phys. Genève XXI, pp. 445-498.
1877. — *Sur la formation des œufs chez les Ascidies*. J. de microsp. 1, pp. 281-284.
1884. — *Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers*. Rec. Zool. suisse T. I.
1918. HECHT S. *The Physiology of Ascidia atra Les.* J. Exp. Zool. Philadelphia 25, pp. 229-299.
1893. HEIDER K. *Ueber die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonalentwicklung der Salpen*. S. B. Ges. naturf. Berlin, n° 9, pp. 232-242.
- 1911-13. HENZE M. *Untersuchungen über das Blut der Ascidien*. Hoppe-Seylers Zs. physiol. Chem. Strassburg. 1 Mitt. 72, 1911, pp. 494-501; 2. Mitt. 79, 1912, pp. 215-228; 3. Mitt. 86, 1913, pp. 340-344.
1912. IHLE J. E. W. *Salpae I. Das Tierreich*. 32. Lieferung.
1912. JULIN Ch. *Recherches sur le développement embryonnaire de Pyrosoma giganteum Les.* Zool. Jahrb. Jena, Suppl. 15, Bd. 2, pp. 775-863.
1936. KNABEN N. *Ueber Entwicklung und Funktion der Testazellen bei Corella parallelogramma Müll.* Bergens Mus. Arb., pp. 1-33.
1892. KOWALEWSKY A. *Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien*. Mém. Ac. Petersb., VII, 28, n° 10, pp. 1-20.
1946. LIEBMANN. in "Groth" X, 3, pp. 291-330.



1899. LOHMANN H. *Das Gehäuse der Appendicularien nach seiner Bildungsweise, seinem Bau und seiner Funktion.* Zool. Anz. XXII, n° 587, pp. 206-214. (Et Appendiculaires dans diverses relations de voyages.)
1846. LOEWIG C. et KOLLIKER Alb. *De la composition et de la structure des enveloppes des Tuniciers.* Ann. Sc. Nat. Zool., V, pp. 193-238.
1897. METCALF M. M. *The follicle cells of Salpas.* Zool. Anz., n° 534, pp. 210-217.
1843. MILNE EDWARDS H. *Eléments de zoologie*, 2<sup>e</sup> édition.
1923. MOLISCH. *Mikrochemie der Pflanze.* Jena.
1913. NEUMANN G. *Salpae II.* Das Tierreich, 40. Lieferung.
1872. PANCERI P. *Gli Organi luminosi...* Atti. Acc. Napoli.
1921. PIERANTONI V. *Gli Organi luminosi.* Simbiotici ed il loro ciclo ereditario in *Pyrosoma giganteum*. Publ. Staz. Zool. Napoli, 3, pp. 191-222.
1945. PÉRÈS J. M. *Première contribution à l'étude du sang et de la tunique des Didemniidés.* Bull. Inst. Oc. Monaco, pp. 1-18.
1947. — *Recherches sur le sang et les organes neuraux des Tuniciers.* Ann. Inst. Océanog. Paris, N.S. 21 (5), pp. 229-359.
1931. SAINT-HILAIRE K. *Morphogenetische Untersuchungen des Ascidienmantels.* Zool. Jahrb. Jena (Anat.), pp. 435-608.
1892. SALENSKY W. *Ueber die Thätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien.* Festsch. zum 70. Geburtst. R. Leuckarts, pp. 109-120.
1895. — *Neue Untersuchungen über die Embryonalentwicklung der Salpen.* Mittl. Zool. Stat. Neapel, IV.
1895. — 1) *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien.* 2) *Ueber die Entwicklung von Didemnum niveum.* 3) *Allgemeiner Theil.* Mitt. Stat. Neapel XI, pp. 488-630.
1851. SCHACHT H. *Microscopisch-chemische Untersuchungen des Mantels einiger Ascidien.* Müller's Arch., pp. 176-201.
1845. SCHMIDT C. *Zur vergleichenden Physiologie der Wirbellosen Thiere.* Liebig's Annal der Chemie, LIV, pp. 284-330.
1863. SCHULZE F. E. *Ueber die Struktur des Tunicatenmantels und sein Verhalten im polarisierten Lichte.* Z. für die Wissensch. Zool., XII, pp. 175-188.
1882. SEELIGER O. *Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien.* Wien. Akad. Sitzber., 85, pp. 361-415.
- 1884-85. — *Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien.* Jena Z. Nat., XVIII, pp. 45-120 et 528-596.
1893. — *Einige Beobachtungen über die Bildung des äusseren Mantels der Tunicaten.* Zeitsch. wiss. Zool., LVI, pp. 488-505.
1893. — *Tunicata.* Bd. III. Supp. Bronn. Klassen und Ordn. des Tierreichs.

1938. STIER A. *Beiträge zur Embryonalentwicklung der Dalpa pinnata*.  
3 morph. Ökol. Tiere, 33, pp. 582-632.
1910. STEUER A. *Planktonkunde*. 8°.
- 1881 TODARO F. *Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe*: Atti  
real. accad. Lincei IV, pp. 86-89, et Arch. ital. de Biol. II,  
pp. 1-8.
-

## Morphologie et biologie de *Salvelinus alpinus* dans le lac de Neuchâtel

par

A. QUARTIER

(Avec une table)

La plasticité de certaines formes de poissons est telle qu'il arrive que les individus d'une seule et même espèce, décrite au moyen des caractères ichthyologiques classiques (branchiospines, nombre d'écaillés de la ligne latérale, nombre de rayons aux nageoires, etc.) diffèrent fortement d'un lac à l'autre, non pas précisément par ces caractères qui restent les mêmes, mais par d'autres particularités souvent fort importantes. Tel est le cas du *Salvelinus alpinus*, ou Omble chevalier, qui n'existe plus guère dans le lac de Neuchâtel que sous la forme que nous décrivons plus bas, alors qu'en d'autres lacs il a gardé son apparence caractéristique.

Ce travail fait suite à celui consacré par Dottrens et moi-même aux Corégones du lac de Neuchâtel<sup>1</sup> et tend à continuer l'étude biométrique des poissons des eaux neuchâteloises: une table de références sera ainsi créée peu à peu et des comparaisons seront rendues possibles avec les poissons vivant dans d'autres eaux. Au sujet des calculs biométriques il convient de se référer au travail de Dottrens sur le Corégone actuel du Léman<sup>2</sup>.

*Couleur et taille.* — C'est à juste titre que les pêcheurs ont donné à notre omble le nom de « jaunet », car la teinte générale du poisson

<sup>1</sup> E. DOTTRENS et A. QUARTIER, *Les Corégones du lac de Neuchâtel*. Rev. suisse de Zool., t. 56, n° 37, pp. 689 à 730, 1949.

<sup>2</sup> E. DOTTRENS, *Le Corégone actuel du Léman*. Rev. suisse de Zool. t. 57, n° 57, pp. 739 à 813, 1950.

est un jaune assez pâle. Les faces supérieures sont jaunes avec des vergetures brun noirâtre plus ou moins nettes selon les individus, le dessus de la tête est parfois marqué de verdâtre. Les flancs, jaunâtres, sont un peu argentés. Les faces inférieures sont blanches. La base de toutes les nageoires est rose saumoné et peut devenir orange intense; l'anale et les ventrales ont leurs rayons épaissis et d'un blanc laiteux à la base. Il est remarquable que le dos et les flancs sont entièrement dépourvus des taches et des macules qui ornent d'ordinaire les ombles; il convient de signaler que les couleurs décrites ci-dessus sont les couleurs « post mortem ».

La taille maximum du jaunet est d'environ 30 cm: le plus long individu que j'ai eu entre les mains — une femelle — mesurait 273 mm.; quant au poids maximum il doit rarement atteindre 200 gr., l'individu le plus lourd que nous ayons eu, un mâle, pesait 150 gr. Le poids moyen de nos ombles est exactement 100 gr.

On est donc bien loin des ombles d'autres lacs qui sont de gros poissons pouvant atteindre 8 à 9 kg. et dont la taille dépasse 80 cm. Notons qu'avec leur taille exigüe et leur poids minime nos ombles sont sexuellement mûrs, aussi bien les mâles que les femelles, ce sont donc des adultes et non pas des jeunes immatures. Quelques lectures d'écailles nous ont montré qu'il s'agit d'animaux qui ont 2, 3 ou 4 ans.

La meilleure représentation de notre omble se trouve à la planche 13, n° 4, de l'Atlas des « Süßwasserfische von Mitteleuropa » de Carl Vogt.

*Habitat et mœurs.* — Le jaunet n'est pas un prédateur de pleine eau comme la truite de lac, ou l'omble forme normale, mais il passe toute sa vie sur le fond ou près du fond et il a les mœurs d'un poisson démersal vivant par 100 à 150 m. de fond et ne remontant guère plus haut que 50 à 60 m. Le contenu stomacal montre que la nourriture est constituée précisément par la faune de fond: larves et nymphes d'insectes aquatiques; Pisidium, Ostracodes, Copépodes et Cladocères, forment la base de sa nourriture qui est d'ailleurs mélangée, dans l'estomac du poisson, au limon qui recouvre le fond de notre lac. A l'époque de la fraie des bondelles et des lottes, les ombles mangent les œufs de ces espèces pondus à même le fond; sur 100 estomacs examinés, nous n'avons trouvé qu'une seule fois un petit poisson. Chose curieuse toutefois, quelques estomacs con-



tenaient les images d'un insecte aérien, la *Psylla salicis*, remarquablement fraîches et bien conservées. On doit donc supposer que nos ombles quittent parfois la profondeur pour venir près des rives ou que ces insectes ont été entraînés au fond du lac. Pour en finir avec le régime alimentaire, signalons que nos ombles ont fort bon appétit et que leur nanisme ne saurait être attribué à la disette.

La prédilection des ombles pour le fond est confirmée par la manière dont ils se font pêcher: on ne les capture qu'au moyen des filets de fond tendus dormants pour prendre les bondelles. Les filets flottants de même que les divers engins tendus près des bords ou le long du Mont ne touchent jamais d'ombles. Les jaunets ne se font pas prendre comme les autres poissons dans les mailles, mais ils s'empêtrent par les dents dans les fils fins dont est tissée la toile des filets. La grandeur de la maille ne joue donc aucun rôle dans leur capture. C'est donc en quelque sorte sans le vouloir que l'on sort du lac de Neuchâtel en moyenne 1500 kg. de jaunets par an, ce qui représente environ 15.000 individus. C'est à la fin de l'automne et au début de l'hiver que l'on capture la plus grande quantité d'ombles. Pour achever la peinture des mœurs de nos ombles, il convient de signaler que l'on trouve tout au long de l'année des individus des deux sexes sexuellement mûrs. Il n'y a donc pas une période de fraie déterminée. D'autre part, les œufs sont posés à même le fond limoneux du lac et non pas dans des graviers d'origine morainique ou alluviale, comme cela se passe dans d'autres lacs. Il existe encore dans le lac de Neuchâtel des lieuxdits nommés omblières, amblières, ou ambières, qui, d'après les vieux pêcheurs, sont des places de fraie pour les ombles, mais depuis nombre d'années, on ne cherche plus à pêcher en ces endroits. Notons qu'on remarque très souvent des individus mutilés: mâchoires tordues, nageoires déchirées, mutilées ou arrachées, etc. On ne peut savoir si cela est dû à l'action de prédateurs ou si les ombles se livrent entre eux des combats acharnés.

En résumé, on voit que le jaunet diffère de l'omble ordinaire par sa couleur, par sa taille, par son habitat et par sa manière de se nourrir et de se reproduire.

*Biométrie.* — Pour cette partie je renvoie au travail sur les Corégones cité plus haut. Je signale toutefois que j'ai pris quelques mesures en plus, car il est bon que la biométrie tienne compte des

principaux traits morphologiques de l'animal étudié. D'autre part j'ai utilisé des symboles qui ont un sens immédiat, mnémotechnique en quelque sorte, pour le lecteur de langue française. Ces mesures portent sur 100 individus, soit 50 mâles et 50 femelles: comme il ne s'agit pas de comparer deux formes très voisines, mais de fixer les principaux traits d'une forme isolée de notre lac, le nombre de 100 m'a paru suffisant. D'ailleurs les courbes construites avec quelques rapports n'ont qu'un seul sommet et sont régulières, il s'agit donc d'une forme pure.

Les mesures sont résumées dans le tableau; elles nous suggèrent les remarques suivantes:

1. Un certain dimorphisme sexuel se remarque nettement, il est semblable à celui signalé chez les Corégones: en taille comme en poids, la femelle est plus forte que le mâle; cela se remarque pour les trois dimensions principales du poisson, pour la longueur du corps, celle de la queue, et celle de la longueur du poisson sans la caudale;
2. Il n'y a pas grande différence entre les deux sexes: tout au plus constate-t-on que les femelles sont un peu plus épaisses que les mâles, par contre ces derniers ont le pédicule plus carré, moins allongé, que celui des femelles.

Les différences sexuelles se réduisent donc à peu de chose. Il est probable qu'une série d'individus plus âgés donnerait des différences plus nettes.

*Remarques finales.* — On peut se demander si le mode de vie de nos ombles n'a pas eu de répercussions sur leur morphologie: pour cela il faudrait disposer d'une série de mesures faites sur la forme normale. Toutefois deux choses frappent à première vue: le corps tend à prendre une section cylindrique, en effet, pour nos 100 individus on a  $E:H = 640$  environ; pour 100 palées, poissons nageurs de pleine eau, on a  $E:H = 467$ . Nos jaunets, vivant sur ou près du fond, tendent à prendre la forme caractéristique des poissons menant ce mode de vie. D'autre part, l'œil est relativement très grand par rapport à la tête,  $O:T = 229$  environ; la bondelle adulte donne 220 et la palée adulte 187. Il est intéressant de remarquer que les bondelles fréquentent beaucoup plus le fond que les palées: cette habitude aurait pour effet de

développer le diamètre du globe oculaire. De plus nombreux documents sur d'autres espèces de poissons permettraient d'intéressantes conclusions sur les liaisons qu'il y a sur le mode de vie et la morphologie des poissons.

Un autre problème intéressant à signaler au sujet de nos ombles concerne la disparition presque totale de l'omble sous sa forme habituelle: je n'ai jamais vu ces poissons et les pêcheurs affirment qu'ils en prennent très rarement. Encore conviendrait-il de vérifier ces captures et de voir s'il n'y a pas confusion avec des truites de lac ayant une robe spéciale. Louis Perrot, dans son travail sur les poissons du lac de Neuchâtel, ne cite que l'omble sous sa forme normale et dit qu'il arrive à 8, 10 ou 11 livres. Ce travail date de 1811. Agassiz ne dit pas un mot du jaunet et dans ses planches il reproduit un omble du lac de Neuchâtel sous sa forme typique. Il est étonnant que ces deux auteurs n'aient pas eu connaissance du jaunet pourtant fréquent et très caractéristique. Fatio ne le cite pas non plus et semble l'ignorer totalement. Toutefois un passage est intéressant à ce sujet, il reproduit une information du Dr P. Vouga « qui a pris souvent en été dans le lac de Neuchâtel de jeunes ombles de 0,15 à 20 cm. au plus, en livrée de noces, et déjà avec des laites ou quelques gros œufs en complète maturité ». Ce passage correspond assez bien avec certains faits signalés plus haut, mais la livrée de noces des ombles ne correspond nullement à l'aspect de nos jaunets. Dans le lac de Neuchâtel, il semble bien qu'une forme a progressivement remplacé l'autre. Il est difficile d'expliquer ce phénomène: on peut se demander si les techniques de pêche n'ont pas favorisé la formation d'une race réduite en éliminant peu à peu les individus âgés et en capturant quasiment dans leur totalité des poissons trop jeunes et non encore développés. En cent ans, les techniques de pêche dans le lac de Neuchâtel ont beaucoup changé, et dès que furent introduits des engins permettant aux jeunes ombles de se prendre par les dents (se brider, comme disent les pêcheurs), on pouvait s'attendre à voir cette espèce ou disparaître, ce qui est presque arrivé, ou s'adapter à des conditions de vie nouvelles qui lui sont peu favorables. Ce problème mériterait d'être étudié sur d'autres lacs.

TABLEAU 1.

*Moyenne arithmétique, erreur moyenne, écart-étalon (éc.) et coefficient de variabilité (cv.) des principaux caractères biométriques de Salvelinus alpinus du lac de Neuchâtel.*

	<i>Femelles</i>	<i>Mâles</i>
L Longueur maximum	226,1 ± 5,34 éc. 37,8 cv 16,7	215,8 ± 5,31 37,6 17,5
H Hauteur maximum	42,56 ± 0,62 4,35 10,2	40,44 ± 0,78 5,46 13,5
E Epaisseur maximum	28,08 ± 0,69 4,92 17,5	25,72 ± 0,13 0,94 3,61
T Longueur tête	42,04 ± 0,52 3,74 8,83	42,0 ± 0,64 4,56 10,85
C Longueur corps	98,6 ± 1,51 10,68 10,83	91,6 ± 1,62 11,46 12,5
Q Longueur queue	89,2 ± 1,09 7,65 8,57	87,00 ± 1,58 11,25 12,9
l Longueur sans caudale	204,7 ± 1,96 13,85 6,76	192,7 ± 7,98 56,5 29,3
P Distance museau-pectorale	38,72 ± 0,60 4,24 10,92	39,08 ± 0,58 4,20 10,74
D Distance museau-dorsale	93,00 ± 0,79 5,61 6,03	89,16 ± 1,45 10,32 11,51
V Distance museau-ventrale	103,00 ± 1,39 9,85 9,56	97,60 ± 0,54 3,85 3,84
i Hauteur pédicule	15,10 ± 0,21 1,47 9,73	14,86 ± 0,23 1,65 11,03
I Longueur pédicule	20,58 ± 0,37 2,62 12,73	20,96 ± 0,39 2,80 13,34



	<i>Femelles</i>	<i>Mâles</i>
t Hauteur tête	29,56 $\pm$ 0,45 3,19 10,78	28,26 $\pm$ 0,47 3,36 11,88
CC Circonférence	108,56 $\pm$ 0,81 5,76 5,30	102,88 $\pm$ 2,08 14,72 14,30
O Œil	9,76 $\pm$ 0,13 0,95 9,72	9,40 $\pm$ 0,14 1,00 10,63
LP Longueur pectorale	29,2 $\pm$ 0,45 3,18 10,81	29,08 $\pm$ 0,36 2,04 8,25
BD Base dorsale	19,76 $\pm$ 0,35 2,52 12,73	19,64 $\pm$ 0,39 2,78 14,13
LD Longueur dorsale	32,6 $\pm$ 0,46 3,28 10,06	33,00 $\pm$ 0,35 2,50 7,57
LV Longueur ventrale	23,80 $\pm$ 0,42 2,98 12,52	24,16 $\pm$ 0,46 3,26 13,49
BA Base anale	19,44 $\pm$ 0,35 2,46 12,66	18,68 $\pm$ 0,34 2,44 12,97



# Nouvelle clé de détermination des groupes systématiques et des genres de *Strigeida* Poche (*Trematoda*)

par

**GEORGES DUBOIS**

Avec 9 figures dans le texte.

Au cours de ces dix dernières années, le nombre des espèces de *Strigeida* n'a cessé d'augmenter. Les travaux de H. R. MEHRA (1943, 1947), de l'Université d'Allahabad, ont permis d'approfondir la connaissance de la famille des *Cyathocotylidae* Poche. Une contribution notable à l'étude des Diplostomes de Reptiles (*Proterodiplostomatidae* Dub.) a été fournie, au Mexique, par ED. CABALLERO (1947, 1948), auquel on doit la découverte du genre *Massoprostatum* dont nous faisons le type d'une sous-sous-famille<sup>1</sup>, et par M. C. ZERECERO (1947). Les travaux de I. PÉREZ VIGUERAS (1940-1944),

<sup>1</sup> Celle-ci, en s'opposant aux *Proterodiplostomatini* nov. subsubfam., complète l'arrangement symétrique des unités systématiques sous-familiales qui, relativement à la distribution des glandes vitellogènes, se répète identiquement chez les *Strigeinae* Railliet, les *Diplostomatinae* Monticelli et les *Proterodiplostomatinae* Dubois, à savoir: une première sous-sous-famille à follicules répartis dans les deux segments du corps, et une deuxième sous-sous-famille où ils sont confinés dans le segment postérieur. Les trois autres sous-familles correspondantes (*Duboisiiellinae* Baer, *Alariinae* Hall et Wigdor et *Polycotylinae* Monticelli) ont les vitellaria confinés dans le segment antérieur.

Diagnoses:

*Proterodiplostomatini* nov. subsubfam.: *Proterodiplostomatinae* à follicules vitellogènes répartis dans les deux segments du corps.

*Massoprostatini* nov. subsubfam.: *Proterodiplostomatinae* à follicules vitellogènes confinés dans le segment postérieur du corps.

de l'Université de la Havane, ont révélé l'existence d'une importante faune strigéidienne dans l'île de Cuba, comprenant le genre nouveau *Schwartzitrema*. Aux Etats-Unis ont paru plusieurs séries d'études, dues à E. E. BYRD en collaboration avec divers auteurs (1940-1943) et dont une diagnose établit le genre *Pseudocrocodilicola*, à A. C. CHANDLER et R. RAUSCH (1946-1948), qui érigèrent le genre *Neogogatea*, à G. DUBOIS et R. RAUSCH (1948-1950), séries auxquelles s'ajoutent les travaux de A. C. CUCKLER (1940), de R. HARKEMA (1942), auteur du nouveau genre *Pharyngostomoides*, de G. SWANSON et A. B. ERICKSON (1946), de F. W. PENROD (1947) et C. P. READ (1948), d'ANDERSON et CABLE (1950). L'Inde apporte sa contribution non seulement par la plume de H. R. MEHRA, mais encore par les recherches de B. S. GOGATE (1940), R. C. CHATTERJI (1940) et P. N. CHATTERJI (1942), C. C. TANG (1941), G. D. BHALERAO (1942) et R. D. VIDYARTHI (1948). Au Japon, YAMAGUTI (1940) réalise expérimentalement le cycle évolutif d'un *Cyathocotyle*. Quant à l'Australie, elle se signale par les études sur les formes larvaires de T. H. JOHNSTON et ses élèves, études qui font, en quelque sorte, pendant à celles de W. W. CORT et ses collaborateurs, L. OLIVIER en particulier, aux Etats-Unis. Enfin, dans l'une de leurs notes helminthologiques, J. M. RUIZ et A. T. LEÃO (1943) décrivent un *Cyathocotyle brasiliensis*, parasite de Caïman. Pour notre part, nous avons établi les diagnoses des genres *Archaeodiplostomum*, *Didelphodiplostomum* et *Enhydridiplostomum* (1944).

Ces recherches n'ont apporté aucune modification essentielle aux cadres taxologiques des *Strigeida*. En ce qui concerne la superfamille des *Strigeides* Dub., nous la retrouvons subdivisée en trois subsuperfamilles: *Strigeines*, *Diplostomatines* et *Bolbocephalodines*. La seconde d'entre elles comprend les *Proterodiplostomatidae* (adaptés aux Reptiles) et les *Diplostomatidae* avec deux sous-familles: les *Diplostomatinae* (hébergés par des Oiseaux) et les *Alariinae* (inféodés aux Mammifères).

A propos des *Alariinae*, il y a lieu de revenir sur l'opinion de A. C. CHANDLER et R. RAUSCH (1946), selon laquelle cette sous-famille devrait être supprimée. Ces auteurs se fondent d'une part sur l'existence de quelques formes transitionnelles, jalonnant deux lignées (phylum alarien et phylum fibricolien, cf. DUBOIS, 1944, p. 87-88) et dont l'anatomie montre d'une façon évidente



la tendance au confinement ou la localisation effective des follicules vitellogènes dans le segment antérieur, tendance ou disposition qui caractérisent les *Alariinae* en les opposant aux *Diplostomatinae*; invoquant d'autre part notre hypothèse de la dérivation de ces phylums à partir de deux souches diplostomiennes (cf. DUBOIS, *op. cit.*, p. 87), ces auteurs déniaient le statut de groupe naturel à la sous-famille en cause.

Pour notre part, rien ne nous semble mieux valider ce statut que les faits d'observation et les données statistiques, à savoir l'adaptation aux Mammifères d'une trentaine d'espèces<sup>1</sup>, conjointement avec la similitude anatomique résultant, en grande partie, de la tendance au confinement ou du retrait des glandes vitellogènes dans le segment antérieur, tendance et retrait liés ou consécutifs à la disposition non moins significative de l'organe tribocytique à l'hypertrophie, la massivité et l'occlusion. Récuserait-on l'évidence de ces faits en invoquant les rapports phylétiques *présumés* des phylums alarien et fibricolien ? Ce serait accorder plus d'importance à l'hypothèse fondée sur l'existence de certains attributs « statiques » (présence ou absence de pseudo-ventouses), auxquels ces rapports doivent leur établissement, qu'à la manifestation évolutive certaine par laquelle s'est opérée la ségrégation des *Alariinae*. Remarquons, à ce propos, que la séparation des *Duboisuellinae* Baer d'avec les *Strigeinae* Railliet est confirmée par la même adaptation aux Mammifères et un retrait semblable des vitellaria dans le premier segment. Il nous paraît donc justifié de considérer la distribution de ces glandes comme base de différenciation des sous-familles, puisqu'elle est en corrélation avec l'adaptation parasitaire et qu'elle traduit une direction évolutive. Ce faisant, nous usons de définitions dynamiques, convenant particulièrement à la biologie, parce qu'elles tiennent « moins compte des états que des tendances » (BERGSON); nous cherchons à définir le groupe non point par la possession de certains caractères « statiques », mais bien plutôt par sa propension à modifier orthogénétiquement une structure.

Ainsi nous persistons à croire que les Diplostomes de Mammi-

<sup>1</sup> En incluant dans les *Alariinae*: *Enhydridiplostomum alarioides* (Dubois) et *E. fosteri* (McIntosh), *Fibricola lucida* (La Rue et Bosma) Dubois et Rausch, 1950 [syn. *Neodiplostomum lucidum* La Rue et Bosma] et *Didelphodiplostomum variabile* (Chandler).

frères, au nombre d'une trentaine, avec leur tendance commune au confinement des follicules vitellogènes dans le segment antérieur où ils s'accumulent le plus souvent dans un organe tribocytaire en voie d'hypertrophie et d'occlusion, subissent un allongement (*Alaria*) ou un élargissement souvent considérables (*Pharyngostomum*<sup>1</sup>), constituent au sein de la famille des *Diplostomatidae* Poirier un ensemble caractérisé par une orientation phylétique liée à la spécificité parasitaire; que les formes transitionnelles (au nombre de 4 ou 5 seulement<sup>2</sup>) ne font que préciser le jalonnement de lignées évolutives à adaptation mammalienne, déviant des voies où se sont engagés les Diplostomes d'Oiseaux; qu'il existe, enfin, des signes évidents d'une divergence fondamentale entre *Alariinae* et *Diplostomatinae*, nettement inféodés aux deux classes de Vertébrés sténothermes.

Des relations de même nature sont établies entre les *Diplostomatini*, qui accusent la séparation des deux grands courants évolutifs précités (cf. DUBOIS, *op. cit.*, p. 33-34), et les *Crassiphialini*, dont les espèces montrent une remarquable spécificité parasitaire. Chez ces derniers aussi existent deux groupes divergents, ceux des *Alcyonicolae* et des *Charadriicolae*<sup>3</sup> (respectivement sans et avec pseudo-ventouses), et des formes transitionnelles comme *Posthodiplostomum oblongum* Dub. et *P. impraeputiatum* Dub., d'une part, *Allodiplostomum scolopacis* Yamag., d'autre part, qui les relient hypothétiquement aux deux mêmes souches diplostomiennes dont nous parlions à propos des Alariinés. Ces deux groupes se caractérisent par la tendance au confinement des follicules vitellogènes dans le segment postérieur, tendance que l'on retrouve effectivement réalisée chez les *Cotylurini* Dub., qui forment la moitié de la sous-famille des *Strigeinae* Railliet.

L'objection faite par CHANDLER et RAUSCH à propos du statut de groupe naturel frapperait aussi cette dernière sous-famille, car elle est également constituée de deux ensembles nettement divergents: celui des *Strigeini*, caractérisé par la répartition des follicules vitellogènes dans les deux segments du corps et essentiellement tributaire des *Striges*, *Accipitres*, *Gressores*, *Caprimulgi*

<sup>1</sup> Voir p. 644.

<sup>2</sup> Si l'on ajoute au besoin *Fibricola texensis* Chandler à la liste figurant sous note 1, p. 641.

<sup>3</sup> Cf. DUBOIS, *op. cit.*, pp. 34 et 35.

et *Passeres*, puis celui des *Cotylurini*, à follicules vitellogènes confinés dans le segment postérieur et dont les espèces sont inféodées habituellement aux Oiseaux nageurs et aux Echassiers de marais et de rivage (cf. DUBOIS, *op. cit.*, p. 20 et 24). Si l'objection n'a pas été faite ici, c'est qu'il est plus difficile de trouver des formes intermédiaires entre « Hémistomes » et « Holostomes » (au sens des auteurs anciens) que parmi les *Diplostomatines*.

Et sur le plan systématique supérieur, comment maintiendrait-on l'autonomie des *Strigeida* dont on admet la dérivation à partir des *Spirorchidae*<sup>1</sup>, si l'on tient compte des genres intermédiaires (*Hapalotrema* Looss, *Amphiorchis* Price et *Hapalorhynchus* Stunk.) qui constituent une série homogène et continue ? L'évolution de celle-ci est orientée essentiellement par la tendance à la réduction numérique et à la rétrogradation orthogénétique des testicules par rapport à l'ovaire; elle aboutit au type originel présomptif des *Diplostomatidae*, comparable au genre actuel *Mesoophorodiplostomum* Dub. Ici, également, un système de définitions rigoureuses, faisant appel à certains attributs « statiques », s'accorderait difficilement avec une interprétation du mouvement évolutif, et les formes transitionnelles rendraient inapplicables à cette généalogie d'ensemble les cadres de toute construction taxinomique.

Pour en venir aux détails, disons d'abord que nous n'approuvons pas l'idée d'une extension du genre *Enhyridiplostomum* Dub. (avec ses deux espèces: *E. alarioides* (Dub.) et *E. fosteri* (McIntosh)) jusqu'aux limites d'un « complexe » englobant *Alaria clathrata* (Dies.) et *A. pseudoclathrata* (Krause)<sup>2</sup>. En effet, si les quatre espèces sont parasites de Loutres et jalonnent une lignée évolutive bien définie, les deux premières ont un habitus diplostomien: on observe encore dans leur segment postérieur, typiquement claviforme et plus long que l'antérieur, une dispersion plus ou moins étendue des follicules vitellogènes. Contrairement à ce qu'en disent CHANDLER et RAUSCH (1946, p. 337), les deux dernières formes ont, par opposition, le segment postérieur plus court que l'antérieur, avec retrait pratiquement accompli des vitellaria dans ce dernier — ce qui est caractéristique de toutes les espèces du genre *Alaria* Schrank. Si l'on acceptait l'idée du « complexe », le nom générique *Enhyridiplostomum* tomberait comme synonyme de

<sup>1</sup> Cf. BYRD, 1939, p. 145, et DUBOIS, *op. cit.*, p. 66, diagramme 1.

<sup>2</sup> Cf. CHANDLER et RAUSCH, 1946, pp. 336-337.



*Paralaria* Krause, sous-genre d'*Alaria*, dont *Alaria* (*Paralaria*) *clathrata* (Dies.) est le type. Pour toutes ces raisons nous continuerons à considérer *Enhydridiplostomum* comme genre distinct, et *E. alarioides* ainsi que *E. fosteri* comme des formes transitionnelles dans la dérivation du sous-genre *Paralaria*, à la suite desquelles se placent successivement *Alaria mustelae* Bosma ou *A. freundi* Sprehn, toutes deux de *Lutreola vison* Briss., puis *Alaria pseudoclathrata* et enfin *Alaria clathrata*. (Pour plus de détails, cf. DUBOIS, *op. cit.*, p. 87-88.)

Pour terminer cet examen taxologique des *Strigeides*, relevons le fait que H. R. MEHRA (1947, p. 39-43), à l'instar de L. SZIDAT (1936, p. 308-312), place le genre *Pharyngostomum* Ciurea dans la famille des *Cyathocotylidae*, où il occupe une position intermédiaire entre les genres *Prosostephanus* Lutz et *Duboisia* Szid., de la sous-famille des *Prosostephaninae* Szid., et le genre *Braunina* Heider, de la sous-famille des *Braunininae* Wolf (ou famille des *Brauninidae* Bosma). L'auteur considère ces trois genres dans une série évolutive régulière (en dépit de l'absence de poche du cirre chez *Pharyngostomum*) et maintient la sous-famille des *Pharyngostominae* Szid. comme cinquième et dernière subdivision des *Cyathocotylidae* Poche.

Nous avons reconnu (BAER et DUBOIS, 1951, p. 80-81) la valeur de l'argumentation par laquelle SZIDAT et MEHRA justifiaient leur conception, sans pourtant y pouvoir souscrire, constatant qu'elle n'est basée que sur la morphologie des formes adultes. En fait, les recherches de F. G. WALLACE (1939) sur le cycle évolutif de *Pharyngostomum cordatum* (Dies.) ont réfuté l'opinion de ces auteurs et nécessité le retour du genre créé par CIUREA à la position systématique primitive que lui avait assignée LA RUE (1926, a, b) dans la sous-famille des *Alariinae* Hall et Wigdor: la cercaire, du type strigéidien, est comparable à celle d'*Alaria mustelae*, décrite par N. J. BOSMA (1934), mais elle ne possède qu'une paire de protonéphridies dans le tronc caudal, comme la larve de *Fibricola cratera* (Barker et Noll), étudiée par A. C. CUCKLER (1940 a).

Venons-en maintenant à la superfamille des *Cyathocotylides* Dub. La diversité des formes adultes contraste avec l'uniformité anatomique des cercaires — réunies dans le groupe 3 de SEWELL (1922) — telle qu'elle ressort du plan général de leur système



excréteur. Mais si celui-ci comprend toujours quatre troncs principaux (deux externes, réunis par une commissure antérieure, et deux internes, convergeant et confluant en un canal médian qui rejoint cette commissure en son milieu), divers sont les modes de connexion des canalicules protonéphridiens avec les canaux collecteurs. Si l'on s'en tient avant tout aux espèces dont le cycle vital a été reconstitué expérimentalement et à celles dont ces connexions ont été observées, on reconnaîtra l'existence d'au moins quatre sous-groupes larvaires, dont les subdivisions sont basées sur des caractères morphologiques (les hôtes des métacercaires sont indiqués entre [ ]):

#### 1. SOUS-GROUPE **Vivax** SEWELL, 1922 (EMEND.).

Formule du système excréteur<sup>1</sup>:  $2 [(3+3+3) + (3+3+(3))] = 36$ .

a) Longs fourchons avec replis natatoires sur toute leur longueur; ventouse ventrale présente; 6 ? ou 8 cellules glandulaires incluses dans la ventouse buccale<sup>2</sup>:

*C. Prohemistomum vivax* (Sonsino, 1892) [Poissons d'eau douce].

? *C. indica*<sup>3</sup> XV Sewell, 1922.

? *C. dorsocauda*<sup>4</sup> Tubanguï, 1928.

? *C. utriculata*<sup>5</sup> Lutz, 1933 [Poissons marins].

*Cercaria R*<sup>6</sup> McCoy, 1928 [Poissons marins, expérim.].

<sup>1</sup> Malheureusement, le système excréteur de l'espèce-type n'a jamais été observé en détail. Looss (1896, p. 221) indique que « les entonnoirs ciliés... sont assez nets et également nombreux ». Il en existe 3 paires dans la queue. Cette donnée est confirmée par Azım (1933, fig. 2).

<sup>2</sup> Les deux premières espèces sont parasites de *Melaniidae*, la troisième d'*Ampullariidae*, les deux dernières de *Cerithiidae*.

<sup>3</sup> Formule d'après SEWELL (1922, p. 283 et pl. 31, fig. 1 et 2):

$$2 [12 + (3)] = 30 ?$$

<sup>4</sup> Formule d'après TUBANGUI (1928, p. 50 et pl. 5, fig. 3 et 4):

$$2 [12 + (3)] = 30 ?$$

<sup>5</sup> LUTZ (1933, pp. 394-395) obtient cette cercaire d'un Mollusque marin de la famille des *Cerithiidae* et prétend qu'elle s'enkyste chez un Poisson du genre *Sardinella*. Il l'attribue (1935, p. 174) à une espèce du genre *Mesostephanus* Lutz et la caractérise par l'existence de replis natatoires s'étendant sur toute la longueur des fourchons, l'inclusion de 8 cellules glandulaires dans la ventouse buccale et le faible développement de l'acetabulum. Les sporocystes sont annelés — leur paroi présentant des épaississements « en forme de cerceaux » — et ressemblent à de petits Chaetopodes.

<sup>6</sup> D'après MCCOY (1928, p. 283), cette cercaire possède au moins 12 protonéphridies de chaque côté du corps. Elle est munie de replis natatoires sur les fourchons; on y distingue une « small mass of cells in posterior part of body possibly representing rudimentary ventral sucker ». Enkystement: « in grunt and snapper » (experimental).

b) Longs fourchons avec replis natatoires sur leur moitié distale; ventouse ventrale présente; 8 cellules glandulaires incluses dans la ventouse buccale <sup>1</sup>:

*C. tatei* Johnston et Angel, 1940 [Poissons d'eau douce].

? *C. kentuckiensis* <sup>2</sup> Cable, 1935 [Poissons d'eau douce].

? *C. Szidatia joyeuxi* <sup>3</sup> (Hughes, 1929) [Grenouilles, Poissons d'eau douce].

c) Longs fourchons avec replis natatoires à l'extrémité seulement; ventouse ventrale présente:

*C. Prosostephanus industrius* (Tubangui, 1922) [Poissons d'eau douce] <sup>4</sup>.

d) Longs fourchons sans replis natatoires; pas de ventouse ventrale <sup>5</sup>:

*C. Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914 [Poissons d'eau douce].

*C. Paracoenogonimus szidati* (Anderson, 1944) nov. comb. [Poissons d'eau douce].

*C. notopalae* Johnston et Beckwith, 1945 [Mollusques d'eau douce].

! ? *C. Linstowiella viviparae* (v. Linstow, 1877) [Mollusques d'eau douce]. *Vide infra*.

e) Fourchons courts, sans replis natatoires; pas de ventouse ventrale:

*C. leptoderma* Faust, 1922.

## 2. SOUS-GROUPE **Novena** MIHI (fig. 9).

Formule du système excréteur:  $2 [(3+3) + (3+(3))] = 24$ .

Longs fourchons sans replis natatoires; pas de ventouse ventrale <sup>6</sup>:

*C. Cyathocotyle orientalis* Faust, 1921 [Poissons d'eau douce].

*C. Cyathocotyle gravieri* Mathias, 1935 [Poissons d'eau douce] <sup>7</sup>.

<sup>1</sup> Les trois espèces sont parasites de *Melaniidae*.

<sup>2</sup> Formule d'après CABLE (1938, p. 442 et fig. 8):  $2 [14 + (3)] = 34$  ?

<sup>3</sup> D'après LANGERON (1924), il existe 3 paires de protonéphridies dans le tronc caudal.

<sup>4</sup> Deux Mollusques Prosobranches de la famille des *Amnicolidae* (sous-famille: *Bithyniinae*) peuvent jouer le rôle de premier hôte intermédiaire à l'égard de *Prosostephanus industrius* (Tub.): *Parafossarulus eximius* (Frauenfeld) et *P. striatulus* (Benson).

<sup>5</sup> Les quatre espèces sont parasites de *Viviparidae*.

<sup>6</sup> Par l'hébergement aux dépens d'un Gastéropode Pulmoné (*Bulimus striatulus japonicus*), la cercaire de *Cyathocotyle orientalis* Faust, 1921, constitue une notable et unique exception parmi toutes les larves des *Cyathocotylides* Dub., dont les hôtes sont des Prosobranches.

La cercaire de *Cyathocotyle gravieri* Mathias, 1935, est tributaire de *Bithynia tentaculata* (L.).

<sup>7</sup> MATHIAS ne donne aucun renseignement sur le système excréteur.

L'appellation de ce nouveau groupe est en rapport avec la disposition des protonéphridies qui sont « au nombre de 9 » dans chaque moitié du corps. Nous doutons fort que la cercaire de *Linstowiella viviparae* (v. Linst.), telle qu'elle est décrite par SZIDAT (1933, pp. 447-449 et fig. 4), puisse s'y rapporter, bien qu'on la définisse par les caractères morphologiques sus-indiqués<sup>1</sup> et que le descripteur n'ait décelé que 9 paires de flammes vibratiles dans le corps<sup>2</sup>. Est-il assuré que le dénombrement ait été effectué complètement ? En tout cas, les connexions des protonéphridies paraissent confuses et il est impossible de dire si le système excréteur est du type « trimère », ainsi que le suppose ANDERSON et CABLE (1950, p. 405), ou du type « pentamère », comme il conviendrait de l'admettre en raison du rapprochement établi (jusqu'à la synonymie) entre *Linstowiella* Szidat et les genres *Prohemistomum* Odhner et *Paracoenogonimus* Katsurada (cf. MEHRA, 1947, p. 33). JOHNSTON et BECKWITH (1945, pp. 239 et 241) avaient déjà relevé l'étroite ressemblance de *C. notopalae* avec *C. Linstowiella viviparae* et, chez celle-ci, considéraient comme probable l'arrangement des protonéphridies du corps en 5 groupes selon la formule :  $2 [2+2+2+2+1+(3)] = 24$ . Chez les deux formes, l'enkystement a lieu dans le manteau de Mollusques d'eau douce.

### 3. SOUS-GROUPE **Tetis** SEWELL, 1922 (EMEND.).

Formule du système excréteur :  $2 [5+(2)] = 14$ .

Longs fourchons sans replis natatoires ; pas de ventouse ventrale<sup>3</sup> :

*C. Holostephanus curonensis* Szidat, 1933.

*C. balthica* Szidat, 1933.

*C. indica* XXXIII Sewell, 1922.

*C. theodora* Porter, 1938.

### 4. SOUS-GROUPE **Tauiana** SZIDAT, 1933.

Formule du système excréteur :  $2 [2+2+2+(0)] = 12$ .

Longs fourchons sans replis natatoires ; pas de ventouse ventrale :

*C. tauiana* Faust, 1930.

D'après cette répartition, toutes les cercaires de *Prohemistomatidi* Dub. (à la seule exception de *C. Linstowiella viviparae*

<sup>1</sup> Toutefois les fourchons sont grêles et flexueux et, dans la suspension, au cours de la natation intermittente, le tronc caudal reste à peu près rectiligne, ce qui n'est pas le cas pour la cercaire de *Cyathocotyle orientalis* Faust.

<sup>2</sup> SZIDAT s'exprime ainsi : « Das Excretionssystem stimmt in der Anlage vollständig mit dem der *Cercariae Indicae* XV Sewell und *C. Indicae* LVIII Sewell überein, nur habe ich stets nur 9 Wimperflammenpaare im Körper und 3 Paare im unpaaren Schwanzteil zählen können ».

<sup>3</sup> Les deux premières espèces sont hébergées par *Bithynia tentaculata* (L.) ; la troisième est parasite de *Melaniidae* ; la quatrième s'inféode à un Prosobranche Diotocarde de la famille des *Neritidae*.



et sous toute réserve, *vide supra*) sont réunies dans le sous-groupe *Vivax*. Mais, dans cet ensemble caractérisé par l'existence d'un système excréteur larvaire à cinq triades de protonéphridies, deux tendances s'affirment dans la morphologie des adultes: chez les uns (*Linstowiella*, *Prohemistomum*, *Paracoenogonimus* et *Mesostephanus*) les follicules vitellogènes, confinés en arrière de la ventouse ventrale centrale ou précentrale, s'amassent en se

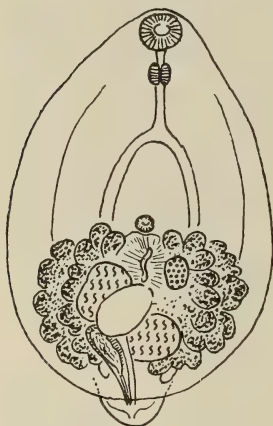


FIG. 1.

*Paracoenogonimus ovatus*  
Katsurada [d'après KO-  
MIYA, 1938].

Szidat, 1936. Mais l'unité de structure du système excréteur larvaire dans le sous-groupe *Vivax* plaide en faveur de leur rapprochement dans le cadre de la supersubfamille des *Prohemistomatidi* Dub., 1938, dont le statut (opposé à celui des *Cyathocotylidi* Dub.) paraissait superflu à MEHRA (*op. cit.*, p. 1, 3 et 37), tandis qu'il nous semble conforme aux faits et validé par l'opinion de SZIDAT (1936, p. 299), selon laquelle les *Cyathocotylinés* et les *Prohémistominés* représentent deux séries évolutives parallèles.

La constitution de la sous-famille des *Prohemistomatinae* et son extension doivent être envisagées ici. Contrairement à l'opinion de MEHRA (*op. cit.*, p. 26, 28, 32 et 33) qui considère *Paracoenogonimus* Katsurada et *Linstowiella* Szidat comme synonymes de *Prohemistomum* Odhner, nous pensons que les caractères larvaires précités (p. 645-646) permettent déjà de distinguer les trois genres.

disposant en couronne autour d'un organe tribocytique relativement peu développé et s'ouvrant par une fente médiane; chez les autres (*Prosostephanus* et genres voisins à cycle vital encore inconnu: *Duboisia* Szidat et *Neogogatea* Chandler et Rausch) les vitellaria pénètrent et tendent à se confiner dans un organe tribocytique en voie d'hypertrophie, massif et ne s'ouvrant plus par une fente médiane. L'opposition de ces deux tendances se retrouve chez les *Diplostomatidae*, l'une marquant les *Diplostomatinae*, l'autre les *Alariinae*. Cette analogie nous paraît justifier le maintien de deux sous-familles distinctes, conformément à l'opinion de MEHRA (1947, p. 3): celle des *Prohemistomatinae* Lutz, 1935, et celle des *Prosostephaninae*



D'autres critères différentiels peuvent être dégagés d'une étude comparative des formes adultes: il en est fait mention aux n<sup>os</sup> 66 et 67 de la clé de détermination.

Le genre *Linstowiella* est essentiellement caractérisé par la réduction complète de la poche du cirre, qui laisse la vésicule séminale libre dans le parenchyme. L'absence de ventouse ventrale ne constitue pas un caractère générique important<sup>1</sup>. C'est pourquoi nous contestons l'attribution à ce genre de la forme obtenue expérimentalement par ANDERSON et CABLE (1950), à partir de *Cercaria szidati* (Anderson, 1944) enkystée chez un Véron. La parfaite ressemblance de cette cercaire avec celle de *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada (fig. 2), décrite par KOMIYA (1938), l'évolution pareille des deux larves chez des Mollusques Prosobranches de la famille des Viviparidés, puis chez des Poissons d'eau douce<sup>2</sup>, les formes comparables des adultes présentant tous deux une poche du cirre moyennement développée, justifient le transfert de l'espèce américaine dans le genre créé par KATSURADA, selon la nouvelle combinaison: *Paracoenogonimus szidati* (Anderson, 1944).

Dès lors, les genres *Linstowiella* et *Paracoenogonimus* se définissent ainsi:

GENUS *Linstowiella* SZIDAT, 1933.

*Prohemistomatinae* à corps piriforme à linguiforme, à bords latéraux non recourbés ventralement, à petit appendice dorso-subterminal (souvent visible sur le vivant, entièrement rétracté *in toto*); à poche du cirre

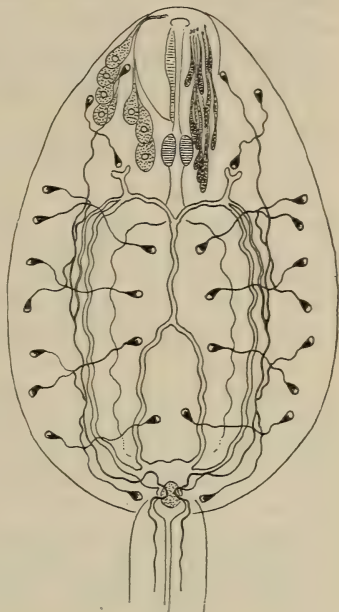


FIG. 2.  
Cercaire de *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada [d'après KOMIYA, 1938].

<sup>1</sup> Cet organe peut faire défaut chez certaines espèces des genres *Cyathocotyle* Mühling, *Mesostephanus* Lutz et *Prosostephanus* Lutz.

<sup>2</sup> La métacercaire de *Linstowiella viviparae* (v. Linstow) s'enkyste dans le Mollusque d'eau douce servant de premier hôte intermédiaire.

complètement réduite et laissant la vésicule séminale claviforme libre dans le parenchyme; à limite antérieure des follicules vitellogènes comprise entre les 42 et les 46/100 de la longueur du corps. Absence de sphincter vaginal et d'acetabulum. Cercaire sans ventouse ventrale et dont les fourchons n'ont pas de replis natatoires, se développant et s'enkystant dans des Mollusques d'eau douce (Viviparidés)<sup>1</sup>. Hôtes de l'adulte: *Lari* (Sternidés).

Espèce-type: *Linstowiella viviparae* (v. Linstow, 1877) Szidat, 1933 [syn. *Monostomum viviparae* v. Linstow].

GENUS *Paracoenogonimus* KATSURADA, 1914, EMEND.

*Prohemistomatinae* à corps ovale, cochléariforme, s'épaississant peu dans la seconde moitié, à concavité ventrale plus ou moins approfondie par un repli marginal latéro-postérieur, à petit appendice dorso-subterminal (visible sur le vivant, souvent complètement rétracté *in toto*); à poche du cirre moyennement développée, confinée dans le dernier quart du corps et ne pénétrant pas dans la zone du premier testicule; à ventouse ventrale très faiblement développée (diamètre maximum: 40  $\mu$ ) ou absente<sup>2</sup>; à limite antérieure des follicules vitellogènes comprise entre les 28 et les 52/100 de la longueur du corps<sup>3</sup>. Absence de sphincter vaginal. Cercaire sans ventouse ventrale et dont les fourchons n'ont pas de replis natatoires, se développant dans des Mollusques d'eau douce (Viviparidés) et s'enkystant de préférence dans la musculature de Poissons. Hôtes naturels des adultes: probablement Oiseaux aquatiques.

Espèce-type: *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914.

Espèce congénérique: *Paracoenogonimus szidati* (Anderson, 1944) comb. nov. [syn. *Cercaria szidati* Anderson].

Au genre *Prohemistomum* Odhner, MEHRA (1947, p. 28-31, fig. 6) attribua une nouvelle espèce *odhneri*, décrite d'après un seul exemplaire contracté et provenant de l'intestin d'un *Buteo rufinus rufinus* Rüpp. Du même hôte et de la même localité (Allahabad), il décrivait (p. 21-25, fig. 4 et 5) un « *Mesostephanus indicum* » dont la morphologie est comparable à celle de *Prohemistomum vivax* (Sonsino, 1892), figurée par AZIM (1933): forme du corps

<sup>1</sup> Il est possible que *Cercaria notopalae* Johnston et Beckwith, 1945, qui présente les mêmes caractères et se développe dans un Mollusque de la famille des Viviparidés (*Notopala hanleyi* Frauenfeld), puis s'enkyste dans des Mollusques d'eau douce, appartienne au genre *Linstowiella* Szidat.

<sup>2</sup> Chez *P. szidati* (Anderson).

<sup>3</sup> Une assez grande amplitude de variation se constate déjà pour les deux exemplaires représentés par les figures 3 et 5 d'ANDERSON et CABLE (1950): dans la première, l'organe tribocytique (dont le front indique à peu près la limite antérieure des vitellaria) se situe dans la seconde moitié du corps, tandis que dans la deuxième, il est subcentral.

et rapport longueur/largeur du ver, situation avancée de l'aceta-bulum et du front de la couronne vitelline (entre le  $\frac{1}{4}$  et le  $\frac{1}{3}$  de la longueur du corps), rapport longueur du ver/diamètre de la couronne vitelline (2 ou  $<2$ ), présence d'un metraterm (sans sphincter vaginal). Nous nous basons sur ces caractères par lesquels nous définissons le genre *Prohemistomum* Odhner (*vide infra*) pour restituer à ce dernier *Mesostephanus odhneri* (Travassos, 1924) Lutz, 1935 [primitivement *Prohemistomum odhneri* Trav.] et lui adjoindre trois espèces attribuées jusqu'ici à *Mesostephanus* Lutz: *Prohemistomum milvi* (Yamaguti) comb. nov. (syn. *Mesostephanus milvi* Yamag., 1939, de *Milvus migrans lineatus* Gray) <sup>1</sup>, *Prohemistomum fregatae* (Tubangui et Masiluñgan) comb. nov. <sup>2</sup> (syn. *Mesostephanus fregatus* Tub. et Masil., 1941, de *Fregata ariel ariel* Gould.) et *Prohemistomum lutzi* (Vidyarthi) comb. nov. <sup>3</sup> (syn. *Mesostephanus lützi* Vidyarthi, 1948, de *Buteo rufinus* Rüpp.) [voir tableau comparatif, p. 655].

En conséquence, *Prohemistomum odhneri* Mehra, 1947, est rejeté comme homonyme de *Prohemistomum odhneri* Travassos, 1924. Il nous paraît inutile de renommer l'espèce déchuë que nous croyons identique à *Prohemistomum indicum* (Mehra, 1947) comb. nov., l'hôte, l'habitat et la localité étant les mêmes pour les deux formes décrites par MEHRA et les différences relevées par cet auteur n'étant probablement dues qu'à l'état de forte contraction du type et seul exemplaire de *P. odhneri*.

A ces différentes formes s'ajoute encore *Prohemistomum secundum* Vidyarthi, 1948, de *Milvus migrans* (Bodd.).

Il est à remarquer, concernant l'hébergement de ces Prohémistomes, que tous, sauf *P. fregatae* (sans compter *P. odhneri* Trav. nec Mehra, qui a été obtenu expérimentalement chez *Nycta-*

<sup>1</sup> Nous considérons comme variété de *P. milvi* Yamaguti la forme que VIDYARTHI (1948, p. 26-28) a décrite comme parasite de *Milvus migrans* (Bodd.) sous le nom de *Mesostephanus indicus*, lequel est à rejeter comme homonyme de « *Mesostephanus indicum* » Mehra, 1947. En conséquence, nous proposons de l'appeler *Prohemistomum milvi* var. *indianum* et la distinguons du prototype japonais par les dimensions nettement plus petites des œufs (96-100/48-56  $\mu$ ), le diamètre plus grand de l'organe tribocytique, le fait que la ventouse buccale est un peu plus développée que la ventouse ventrale, et par la distribution géographique.

<sup>2</sup> La formation de l'adjectif « fregatus » n'est pas admissible: nous proposons le génitif de *Fregata*.

<sup>3</sup> VIDYARTHI a mal orthographié le nom spécifique: Lutz ne s'écrit pas avec un tréma.



*nassa violacea* (L.) [Gressores]), sont des parasites d'*Accipitres*. La notable exception constituée par la découverte de *Prohemistomum fregatae* chez un Stéganopode ne peut être retenue sans réserve. En effet, TUBANGUI et MASILUÑGAN (1941) décrivent, outre le Prohémistome de Frégate, un *Mesostephanus haliasturus*<sup>1</sup> (de *Haliastur indus intermedius* Gurney), qui, parmi les espèces congénériques adaptées essentiellement au phylum stéganien, serait un déserteur, s'il n'y avait lieu de suspecter sa prétendue origine. Peut-on imputer au hasard servi par une absence de spécificité ce troc de parasites décrits simultanément ou convient-il d'en expliquer l'échange par un malencontreux croisement d'étiquettes ? La seconde éventualité nous paraît plus vraisemblable, étant vu que les données statistiques permettent d'inféoder le genre *Prohemistomum* aux *Accipitres* et le genre *Mesostephanus* aux *Steganopodes*, et qu'au surplus LUTZ (1935) nommait *Mesostephanus infecundus* un parasite de *Fregata aquila* (L.), que SZIDAT (1936) cite comme cinquième espèce du genre *Mesostephanus* Lutz.

Le genre *Mesostephanus*, créé par LUTZ (1935, p. 172-173, 179, 180) pour des parasites d'Oiseaux de mer (*Sula brasiliensis* Spix et *Fregata aquila* (L.)), est caractérisé par le fait que « das ganze hintere Körperende bildet einen separaten Abschnitt, der zum vorderen schräg gestellt ist, wie bei den Holostomiden ». En outre, les descripteurs d'espèces ont révélé la présence d'un sphincter vaginal, qui constitue un bon caractère générique<sup>2</sup>. LUTZ (1935, p. 174) avait la conviction que sa *Cercaria utriculata* (1933, p. 394), hébergée par un Mollusque marin de la famille des Cérithiidés (*Cerithium atratum* (Born.)) et dont le deuxième hôte pouvait être un Poisson du genre *Sardinella*, était une larve de *Mesostephanus*, probablement de l'espèce inféodée à *Sula brasiliensis*. Le genre en question se distingue donc morphologiquement

<sup>1</sup> Le nom spécifique devrait être: *haliasturis* (génitif de *Haliastur*).

<sup>2</sup> Cet organe a été décrit par CIUREA chez *Mesostephanus appendiculatus* (Ciurea) et par PRICE chez *M. appendiculatoides* (Price) et *M. fajardensis* (Price) [syn. *M. prolificus* Lutz]. Nous l'avons retrouvé dans le matériel original de *M. cubäensis* Alegret, 1941 (cf. fig. 3), où il mesurait 35 à 50  $\mu$  de diamètre transversal et 20 à 35  $\mu$  de diamètre longitudinal; nous croyons l'avoir distingué dans le matériel mal conservé de *M. longisaccus* Chandler (fig. 4). TUBANGUI et MASILUÑGAN (1941) le mentionnent dans la description de *M. haliasturus* et le dessinent très nettement dans la figure 3 de la planche III.

Nous remercions ici le Dr I. PÉREZ VIGUERAS et le Dr A. C. CHANDLER de la cession ou du prêt des matériaux de *M. cubäensis* et *M. longisaccus*.



et biologiquement des autres Prohémistominés. PRICE (1934) lui attribua les parasites d'une *Sula leucogaster* (Bodd.) et d'un *Pelecanus occidentalis* L., capturés au cours d'une croisière de la première « Johnson-Smithsonian Deep-Sea Expedition », et représentant deux espèces: l'une inféodée aux Sulidés, *M. fajardensis* (Price) Lutz [syn. *Prohemistomum fajardensis* Price, 1934, et *Mesostephanus prolificus* Lutz, 1935], l'autre aux Pélécanidés, *M. appendiculatoides* (Price) Lutz [syn. *Prohemistomum appendi-*

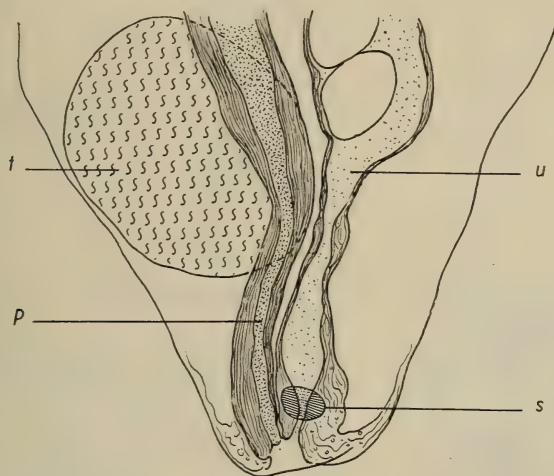


FIG. 3.

Extrémité postérieure de *Mesostephanus cubäensis* Alegret, de *Phalacrocorax auritus floridanus* (Andub.) [Collection PÉREZ VIGUERAS, n° 232, matériel original].

*p* = poche du cirre; *s* = sphincter vaginal; *t* = testicule postérieur;  
*u* = utérus.

*culatoides* Price, 1934]. ALEGRET (1941) attribue au même genre les parasites d'un Cormoran des côtes de l'île de Cuba, *M. cubäensis*, tandis que TUBANGUI et MASILUÑGAN (1941) lui assignent un déserteur, *M. haliasturus*, au sujet duquel nous avons déjà fait quelque réserve (cf. p. 652). Quant à *M. appendiculatus* (Ciurea) et *M. longisaccus* Chandler, il semble que l'on ait affaire à des parasites secondaires ou erratiques, récoltés chez des Chiens (et des Chats) nourris ou infestés expérimentalement de poissons d'eau douce (cf. CIUREA, 1916). En ce qui concerne la dernière espèce, nous avons

constaté, sur le matériel original qui nous a été obligeamment prêté par Asa C. CHANDLER, la présence d'une ventouse ventrale d'un diamètre de 47  $\mu$ , c'est-à-dire deux fois plus petite que la ventouse buccale, et située, en moyenne, aux 46/100 de la longueur du corps (fig. 4). L'espèce appartient donc bien au genre *Mesostephanus* Lutz [voir tableau comparatif, p. 655] et n'a rien de commun avec *Linstowiella* Szidat, duquel la prétendue absence d'acetabulum permettait un rapprochement.

Ainsi, les genres *Prohemistomum* Odhner et *Mesostephanus* Lutz se définissent et s'opposent par plusieurs caractères différentiels énumérés dans les diagnoses suivantes et le tableau comparatif (p. 655):

GENUS *Prohemistomum* ODHNER, 1913.

*Prohemistomatinae* à corps marsupiforme, large et ovale (devenant même circulaire par contraction), massif dans la seconde moitié, à concavité ventrale approfondie en poche par un repli marginal latéro-postérieur s'élargissant d'avant en arrière (parfois indiscernable sur les préparations totales quelque peu aplaties), à extrémité caudale plus ou moins extensible, sous forme d'une projection conique ou subcylindrique, en continuité directe avec le reste du corps (ne constituant pas un appendice dorso-subterminal); à poche du cirre bien développée, s'étendant sur les deux derniers cinquièmes de la longueur du ver et pouvant atteindre la zone du premier testicule; à ventouse ventrale également bien développée (60 à 90  $\mu$  de diamètre), à peu près aussi grande ou plus grande que la ventouse buccale

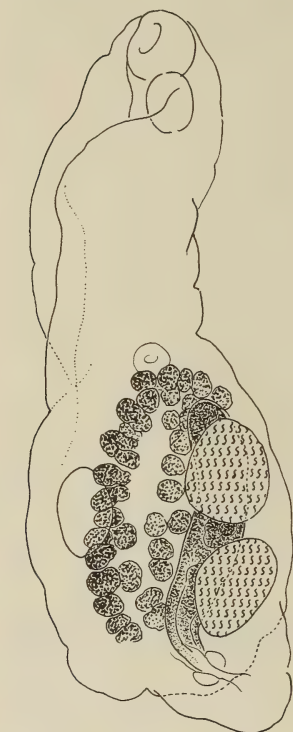


FIG. 4.

*Mesostephanus longisaccus*  
Chandler, de l'intestin d'un  
Chien. [Collection CHAN-  
DLER, paratype]. Lon-  
gueur: 1,05 mm.

et située entre le 1/4 et les 5/8 de la longueur du corps; à limite antérieure des follicules vitellogènes comprise entre les 25 et les 43/100 de celle-ci; à testicules plus ou moins entaillés ou bilobés, le premier antérieurement, le second postérieurement. Absence de sphincter vaginal; présence d'un metraterm. Cercaire ayant une ventouse ventrale et des replis natatoires sur toute la longueur des fourchons, se développant

	<i>Prohemistomum</i> Odhner					<i>Mesostephanus</i> Lutz					
	<i>vivax</i> (Sonsino)	<i>milvi</i> (Yamaguti)	<i>indicum</i> (Mehra) *	<i>fregatae</i> (Tub. et Masil.)	<i>odhneri</i> Travassos nec Mehra	<i>fajardensis</i> (Price)	<i>appendiculatoides</i> (Price)	<i>cubaensis</i> Alegret	<i>haliasturis</i> Tub. et Masil.	<i>appendiculatus</i> (Clarea)	<i>longisaccus</i> Chandler
Rapport longueur/largeur du corps	1,35-1,53	1,85	1,55	1,61	1,8	2,12-2,32	2,20-2,65	3,20	2,23	2,56	2,19-2,75
Situation ventouse ventrale . . .	31-40/100	40/100	25-33/100	33/100	36/100	49-53/100	50-54/100	51/100	47/100	50/100	44-50/100 moy. 46/100
Limite antér. follicules vitellogènes	34-43/100	40/100	25-34/100	33/100	36/100	50-55/100	55/100	58/100	54/100	55/100	42-53/100 moy. 47/100
Rapport longueur du corps/diamètre couronne vitelline.	1,9-2	2	1,8-1,9	1,9	2,2 ?	2,4	2,8	3,4	2,7	3	2,4-3,3 moy. 2,8
Terminaison de l'utérus . . . .											
Hôtes naturels des adultes . . . .											
		sans sphincter vaginal		<i>Steganopodes</i> (! ?)	<i>Gres-sors</i> (expér.)		avec sphincter vaginal		<i>Accipitres</i> (! ?)	Chien Chat	Chien (?)

Ce tableau doit être complété par l'adjonction de deux espèces:

*Prohemistomum secundum* Vidyarthi, avec les valeurs: 1,22 (exemplaire contracté), 36/100, 33/100 et 1,45. *Accipitres*.

*Prohemistomum lutzii* (Vidyarthi) comb. nov., avec les valeurs: 1,38, 31/100, 31/100 et 1,48. *Accipitres*.

\* *Prohemistomum odhneri* Mehra, 1947 (fig. 6), syn. de *P. indicum* (Mehra), donne les valeurs suivantes: 1 (exemplaire contracté), 32/100, 38/100 et 1,36.

dans des Mollusques d'eau douce et s'enkystant dans des Poissons. Hôtes naturels des adultes: *Accipitres*<sup>1</sup>.

Espèce-type: *Prohemistomum vivax* (Sonsino, 1892) Azim, 1933 [syn. *Cercaria vivax* Sonsino; *Prohemistomum spinulosum* Odhner, 1913].

Espèces congénériques: *Prohemistomum milvi* (Yamaguti, 1939) comb. nov. [syn. *Mesostephanus milvi* Yamaguti]<sup>2</sup>; *Prohemistomum indicum* (Mehra, 1947) comb. nov. [syn. *Mesostephanus indicum* Mehra, et *Prohemistomum odhneri* Mehra, 1947, nec Travassos, 1924]; *Prohemistomum odhneri* Travassos, 1924 [syn. *Mesostephanus odhneri* (Travassos) Lutz, 1935]; *Prohemistomum fregatae* (Tubangui et Masiluñgan, 1941) comb. nov. [syn. *Mesostephanus fregatus* Tubangui et Masiluñgan]; *Prohemistomum secundum* Vidyarthi, 1948; *Prohemistomum lützi* (Vidyarthi, 1948) comb. nov. [syn. *Mesostephanus lützi* Vidyarthi].

#### GENUS *Mesostephanus* LUTZ, 1935.

*Prohemistomatinae* à corps allongé, foliiforme ou linguiforme, plan antérieurement et devenant légèrement concave en arrière par le fait de l'incurvation ventrale du bord latéro-postérieur, à petit appendice dorso-subterminal (visible *in toto*); à poche du cirre bien ou même très développée, s'étendant sur le tiers, les deux derniers cinquièmes ou même plus de la moitié de la longueur du ver et atteignant ou dépassant la zone du premier testicule; à ventouse ventrale bien développée, le plus souvent post-équatoriale, ou, au contraire, faible ou très réduite; à limite antérieure des follicules vitello-gènes comprise typiquement entre les 50 et les 58/100 de la longueur du corps, exceptionnellement plus en avant<sup>3</sup>; à testicules subglobulaires à ovoïdes (jamais entaillés); à sphincter vaginal. Métacercaire hébergée par des Poissons. Hôtes naturels des adultes: *Steganopodes*<sup>4</sup>.

Espèce-type: *Mesostephanus fajardensis* (Price, 1934) Lutz, 1935 [syn. *Prohemistomum fajardensis* Price, et *Mesostephanus prolificus* Lutz, 1935].

Espèces congénériques: *Mesostephanus appendiculatoides* (Price, 1934) Lutz, 1935 [syn. *Prohemistomum appendiculatoides* Price]; *Mesostephanus cubäensis* Alegret, 1941; *Mesostephanus haliasturis* Tubangui et Masiluñgan, 1941; *Mesostephanus appendiculatus* (Ciurea, 1916) Lutz, 1935 [syn. *Prohemistomum appendiculatum* Ciurea]; *Mesostephanus longisaccus* Chandler, 1950.

<sup>1</sup> Au sujet de l'exception constituée par *Prohemistomum fregatae* (Tub. et Masil.): voir p. 651-652.

<sup>2</sup> Avec la variété *indianum* [syn. *Mesostephanus indicus* Vidyarthi, 1948 (cf. p. 651, note 1)].

<sup>3</sup> Chez *M. longisaccus* Chandler: 42-53/100 (moy. 47/100).

<sup>4</sup> *M. appendiculatus* Ciurea et *M. longisaccus* Chandler sont des parasites secondaires ou erratiques du Chien. Au sujet de l'exception constituée par *Mesostephanus haliasturis* Tub. et Masil.: voir p. 652.



La biologie des Prohémistomes de Reptiles est à peine connue. Les recherches de JOYEUX (1923 et 1927), LANGERON (1924), JOYEUX et BAER (1934 et 1941), JOYEUX et GAUD (1945) aboutissent à la connaissance du cycle vital de *Szidatia joyeuxi* (Hughes, 1929) Dubois, 1938. La cercaire<sup>1</sup>, classée dans le sous-groupe *Vivax* (lettre *b*, p. 646), se forme dans des sporocystes hébergés par *Melanopsis doumeti* Let. et *M. tunetana* Mor. Elle s'enkyste chez la Grenouille, la Rainette et chez le Poisson *Astatotilapia desfontainesi* (Lacép.). L'adulte a été recueilli dans l'intestin de la Couleuvre *Tropidonotus viperinus* (Lat.)<sup>2</sup>, puis conféré expérimentalement à *Tropidonotus natrix* L. var. *persa* Pall. Sa morphologie diffère nettement de celle des espèces attribuées au genre *Gogatea* Lutz. Nous avons revus les matériaux originaux sur lesquels JOYEUX et BAER (1934 et 1941) basèrent leur description<sup>3</sup>, et réhabilitons le genre *Szidatia* Dubois, que MEHRA (1947, p. 1, 2, 4, 12-14, 19) considérait comme synonyme du précédent. En voici la diagnose, illustrée par la figure 5:

GENUS *Szidatia* DUBOIS, 1938.

*Prohemistomatinae* à corps bisegmenté, à segment antérieur cochléari-

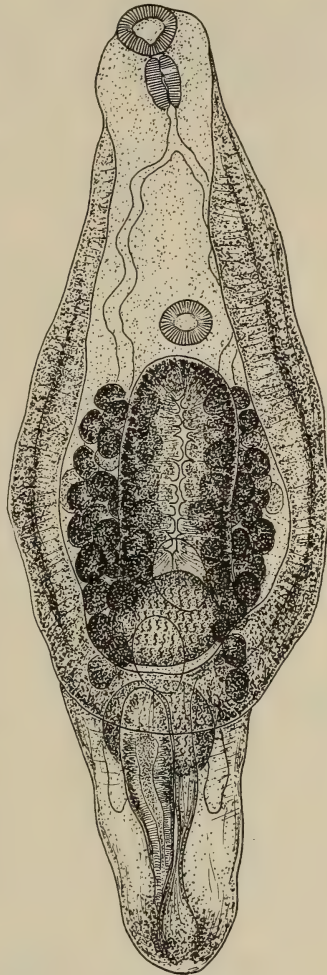


FIG. 5.

*Szidatia joyeuxi* (Hughes), de  
*Tropidonotus viperinus* (Lat.).  
[Matériel original: Gafsa, 1933].  
Longueur: 1,18 mm.

<sup>1</sup> *Cercaria vivax* Sonsino, 1894, de Tunisie (nec *C. vivax* Sonsino, 1892, d'Egypte), qui doit dès lors s'appeler *Cercaria joyeuxi* (Hughes, 1929).

<sup>2</sup> D'après nos mesures, l'organe tribocytique, longuement elliptique, a comme dimensions: 284-347/137-158  $\mu$ .

<sup>3</sup> Nous remercions ces auteurs du prêt de leurs matériaux, grâce à l'examen desquels la diagnose du genre *Szidatia* peut être précisée.

forme ou spathacé, avec acetabulum central, abritant un organe tribocytique oblong (deux fois plus long que large), linguiforme, à longue fente médiane crénelée, s'élevant au-dessus de la surface ventrale et s'avancant en surplomb un peu au delà des deux grands amas allongés



FIG. 6.

*Mesostephanoides burmanicum* (Chatterji) [d'après MEHRA, 1947].

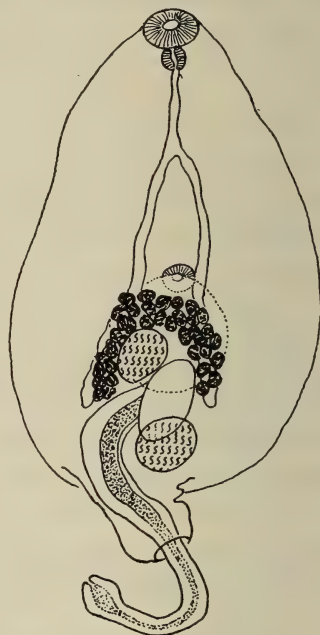


FIG. 7.

*Mesostephanoides burmanicum* (Chatterji) [d'après R. C. CHATTERJI, 1940].

de follicules vitellogènes, qui flanquent sa base d'insertion et se disposent parallèlement jusqu'au niveau intersegmentaire (= intertesticulaire); à segment postérieur plus étroit et plus court, contenant la poche du cirre et le second testicule (le premier testicule et l'ovaire, qui lui est opposé, se situant à la base du segment antérieur), à pore génital terminal. Parasites de Serpents.

Espèce-type: *Szidatia joyeuxi* (Hughes, 1929) Dubois, 1938 [syn. *Diplostomulum joyeuxi* Hughes].

En conséquence, la sous-famille des *Gogatinae* Mehra, 1947, qui réunit les deux genres de Prohémistomes reptiliens, devrait reprendre l'appellation première de *Szidatinae* Dubois, 1938. De fait, son maintien ne paraît plus nécessaire depuis la découverte d'une forme intermédiaire entre le type morphologique bisegmenté, tel qu'il est réalisé par *Gogatea* et *Szidatia*, et le type « appendiculé » du genre *Mesostephanus* Lutz.

Il s'agit de l'espèce décrite par R. C. CHATTERJI (1940) sous le nom de *Mesostephanus burmanicus* et que MEHRA (1947, p. 1, 14-18, 19) redécrit en la transférant au genre *Gogatea*, en vertu du principe de spécificité auquel la récolte de quelques *Cyathocotyle* chez des Crocodiliens<sup>1</sup> a porté atteinte. Au dire de MEHRA (*op. cit.*, p. 18), cette forme devrait constituer un type générique nouveau: « The absence of gonads in sexually mature specimens, and presence of a large muscular cirrus sac and cirrus are such important characters as to entitle this species the rank of a new genus » (cf. fig. 6 et 7). Nous confirmons cette manière de voir en proposant l'érection du genre

*Mesostephanoides* dont la présence d'un metraterm<sup>2</sup> bien développé constituera un caractère additionnel (cf. fig. 8). En voici la diagnose:

#### GENUS *Mesostephanoides* n. g.

*Prohemistomatinae* à corps essentiellement constitué d'un segment ovale, plus ou moins allongé, concave ventralement, portant un appendice dorso-subterminal conique, presque assez développé pour tenir lieu

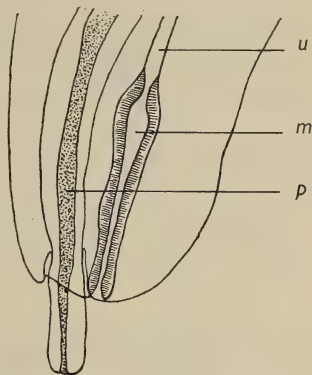


FIG. 8.

Extrémité postérieure de *Mesostephanoides burmanicum* (Chatterji) [d'après R. C. CHATTERJI, 1940].

*m* = metraterm; *p* = poche du cirre; *u* = utérus.

<sup>1</sup> Ce sont *Cyathocotyle fraterna* Odhner, 1902, et *C. brasiliensis* Ruiz et Leão, 1943. La première espèce a été découverte en Egypte; BAYLIS (1940) l'aurait retrouvée dans une collection d'helminthes qui lui fut envoyée par le Dr H. SCHOUTEDEN, directeur du Musée du Congo belge, à Tervueren (hôte: *Crocodilus cataphractus* Cuv.). La seconde espèce provient d'un *Caiman sclerops* (Gray). Toutes les deux sont de grandes dimensions (2,25 mm et 2,40-2,47 mm respectivement).

<sup>2</sup> Appelé « vaginal sphincter » par CHATTERJI (1940, p. 397), bien que l'organe, représenté dans la figure 5 (reproduite par la fig. 8), n'ait nullement le caractère d'un muscle annulaire.



de second segment<sup>1</sup>, mais ne contenant pas les glandes sexuelles<sup>2</sup> et à l'extrémité duquel s'ouvre le pore génital; à ventouse ventrale sub-centrale (mesurant la moitié du diamètre de la ventouse buccale), en arrière de laquelle l'organe tribocytique assez réduit, arrondi ou ovale et s'ouvrant par une fente médiane, apparaît enserré par les follicules vitellogènes (dont le diamètre moyen n'excède guère 30  $\mu$ ) disposés en fer à cheval et ordinairement sur deux rangs; à gonades occupant l'hémicycle vitellin qu'elles débordent en arrière, mais disparaissant au cours de la maturité sexuelle, si bien que la plupart des individus ovigères en paraissent dépourvus; à metraterm bien développé (120-150/21-29  $\mu$ ), avec parois musculaires épaisses et plissées à l'intérieur, mais sans sphincter vaginal; à poche du cirre puissante, s'étendant jusque dans la zone vitelline; à cirre énorme, armé de spinules, atteignant presque 300  $\mu$  de longueur et une trentaine de  $\mu$  de diamètre à l'état de protrusion. Parasites de Serpents.

Espèce-type: *Mesostephanoides burmanicum* (R. C. Chatterji, 1940) comb. nov. [syn. *Mesostephanus burmanicus* Chatterji, et *Gogatea burmanicus* (Chatterji) Mehra, 1947].

C'est encore dans le sous-groupe *Vivax* (lettre c) que se place la cercaire de *Prosostephanus industrius* (Tubangui), dont le cycle a été réalisé par TANG (1941). Instituée avec le type générique de LUTZ, auprès duquel SZIDAT (1936, p. 310) plaça le genre *Duboisia*, la sous-famille des *Prosostephaninae* Szidat s'est agrandie à la suite des recherches de FAUST et TANG (1938) sur les Cyathocotylidés de Chine, puis des études de CHANDLER et RAUSCH (1947 et 1948) sur ceux d'Oiseaux de proie nord-américains. Les deux premiers auteurs érigèrent le genre *Travassosella* (avec l'espèce *T. pagumae*, de *Paguma larvata* (Temm.) et de *Mustela* sp.) que nous considérons comme synonyme de *Prosostephanus* Lutz, 1935, dont il ne se distingue que par l'absence de ventouse ventrale: l'énumération des cinq caractères, servant de diagnose générique (cf. FAUST et TANG, *op. cit.*, p. 162), s'appliquerait intégralement à *Prosostephanus industrius* (Tubangui). Le transfert du parasite de *Paguma* implique la nouvelle combinaison: *Prosostephanus pagumae* (Faust et Tang).

D'autre part, le parasite de *Meles leptorhynchus* Milne-Edw., décrit sous le nom de *Prosostephanus parvoviparus* Faust et Tang, nous paraît attribuable au genre *Duboisia* Szidat. Non seulement la qualification spécifique attire l'attention sur la petitesse des

<sup>1</sup> Cf. MEHRA (1947, fig. 3, reproduite par la fig. 6).

<sup>2</sup> Cf. CHATTERJI (1940, fig. 4, reproduite par la fig. 7).



œufs<sup>1</sup>, mais la forme du corps creusé en poche profonde, celle de l'organe tribocytique abrité dans cette dernière et n'incluant qu'une partie des follicules vitellogènes, la situation des testicules dans la moitié postérieure du ver, sont autant de caractères justifiant cette attribution. D'où la nouvelle combinaison: *Duboisia parvovipara* (Faust et Tang).

Quant aux études de CHANDLER et RAUSCH, elles ont révélé l'existence d'un genre nouveau, *Neogogatea*, avec deux espèces manifestant déjà les tendances qu'accusent *Duboisia* et *Prosostephanus*, à savoir l'ampleur de la concavité ventrale destinée à contenir un organe tribocytique en voie d'hypertrophie, ne s'ouvrant pas par une fente médiane et dans lequel pénètrent les follicules vitellogènes, du moins en partie, avec tendance à s'y confiner. De ces deux espèces, l'une est parasite de *Striges* (*N. bubonis*), l'autre d'*Accipitres* (*N. pandionis*).

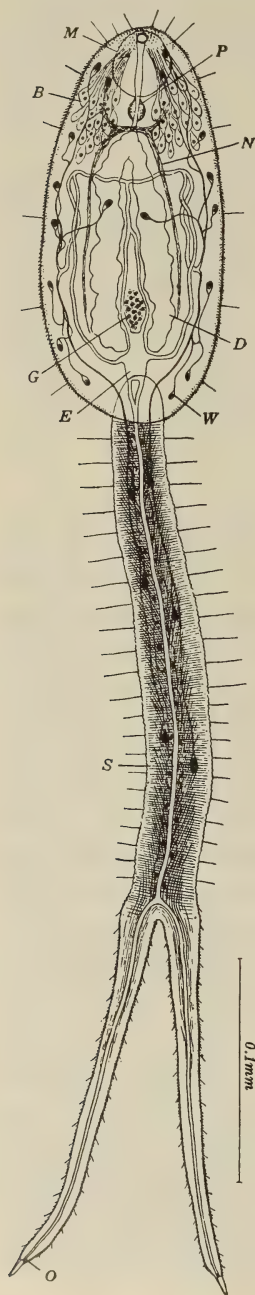
Les sous-groupes larvaires *Novena* et *Tetis* (mentionnés aux pages 646 et 647, sous chiffre 2 et 3) sont constitués par des cercaires de *Cyathocotylinae* Mühling. La définition du premier repose sur l'étude du cycle vital de *Cyathocotyle orientalis* Faust, faite par YAMAGUTI (1940) à partir de la larve qui est responsable de l'infestation endémique d'un Gastéropode Pulmoné (notable exception<sup>2</sup>! cf. p. 646, note 6), *Bulimus striatulus japonicus*, dans la province d'Okayama (Japon). Les caractères du second sous-groupe sont tirés des recherches de SZIDAT (1936, p. 302-303) sur la biologie de *Holostephanus curonensis* Szid. [syn. *Cercaria curonensis* Szid., 1933], dont le premier hôte intermédiaire est *Bithynia tentaculata* (L.). Il est surprenant que ces deux genres de *Cyathocotylinae*, dont MEHRA (1943, p. 153) pouvait dire qu'il n'est pas toujours facile de les distinguer par l'examen de préparations totales quelque peu comprimées<sup>3</sup>, aient des larves si différentes quant à la structure

<sup>1</sup> Diamètre 97/57  $\mu$ . Chez *Duboisia syriaca* (Dub.) Szid.: 89-95/60-67  $\mu$ .

<sup>2</sup> La cercaire de *Cyathocotyle gravieri* Mathias est hébergée par *Bithynia tentaculata* (L.).

<sup>3</sup> MEHRA (*op. cit.*, p. 154) écrit à ce sujet: « We think that besides this distinctive feature, the position of the ovary and testes can also be advantageously used in differentiating these genera. The ovary in the genus *Holostephanus* lies, as a rule to right side, in front of anterior testis or opposite to it in front of the middle of body (except in *H. calvusi*), whereas in *Cyathocotyle* it lies to the left side, rarely right side, just behind, or in level with hinder part of left testis, rarely right testis, occupying a subequatorial, equatorial or post-equatorial position in the body. »

du système excréteur et au choix de l'hôte hébergeant les sporocystes.



Serait-ce que les connexions des canalicules protonéphridiens ne sont pas telles que les représente YAMAGUTI (1940, fig. 1), dans l'ordonnance « trimère » inusitée chez les Cyathocotylidés ? Mis à part le cas déjà discuté de la cercaire de *Linstowiella viviparae* (cf. p. 647), toutes les larves libres de cette famille, dont l'étude a été faite en détail, présentent un arrangement des protonéphridies conforme à la formule de base :  $2 [(1+1+1)+(1+1+(2))]=14$ , ou a son pseudo-multiple :  $2 [(3+3+3)+(3+3+(3))]=36$ . KOMIYA (1938, fig. 18 a-h, et p. 362-364, 371), puis ANDERSON et CABLE (1950, pl. II, fig. 6-12, et p. 402-403) ont retracé les phases du développement de ce système chez *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada et *P. szidati* (Anderson) respectivement, montrant la constitution progressive du réseau « pentamère ». Quoi qu'il en soit et jusqu'à preuve du contraire, il faut considérer le genre *Cyathocotyle* comme ayant une structure particulière du système excréteur, avec 24 flammes vibratiles (fig. 9), tandis que les cercaires d'*Holostephanus* n'en ont que 14, dont deux paires (au lieu de 3) dans la queue.

MEHRA (1943, p. 164 et 165) avait créé le sous-genre *Neocyathocotyle* pour la seule espèce *indica* qu'il décrit et dont les parti-

FIG. 9.

Cercaire de *Cyathocotyle orientalis* Faust [d'après YAMAGUTI, 1940].

B = glandes de pénétration; D = caeca; E = vésicule excrétrice; G = ébauche génitale; M = ventouse buccale; N = tractus nerveux; O = pore excréteur; P = pharynx; S = canalicule caudal; W = protonéphridie.

cularités résident dans les dimensions relativement réduites de la poche du cirre (par ailleurs normalement constituée, mais n'ayant guère que le  $\frac{1}{4}$  ou le  $\frac{1}{5}$  de la longueur du corps) et dans le grand nombre d'œufs contenus dans l'utérus, lesquels sont plus petits que dans les autres espèces. Ces caractères distinctifs nous paraissent insuffisants; au surplus, on appliquerait sans plus de raison le même critère au cas de *Mesostephanus fajardensis* (Price) [syn. *M. prolificus* Lutz] dont la poche du cirre est relativement plus courte que celle des autres espèces congénériques et, surtout, dont les œufs nombreux sont de dimensions beaucoup plus réduites<sup>1</sup>. Pour ce motif, nous ne pensons pas qu'il soit utile de conserver le sous-genre *Neocyathocotyle* Mehra, pas plus qu'il n'était judicieux d'ériger le genre *Paracyathocotyle* Szidat pour de prétendues espèces privées d'acetabulum (cas de *Cyathocotyle orientalis* Faust, où cet organe est réduit, mais non pas rudimentaire!).

D'après MEHRA (*op. cit.*, p. 162), *Cyathocotyle indica* présenterait plusieurs analogies avec le genre *Pseudhemistomum* Szidat, 1935: position symétrique<sup>2</sup> et forme (?) des testicules, dimensions plus petites des follicules vitellogènes comparativement aux autres espèces, position de l'ovaire(?). Quant à dire que l'extrémité caudale du ver, extensible<sup>3</sup> et rétractile<sup>4</sup>, puisse être comparée à un segment postérieur, nous pensons que c'est commettre la confusion déjà dénoncée à propos des espèces de *Prohemistomum*, attribuées par erreur au genre *Mesostephanus*. Cependant, et jusqu'à meilleure information, nous accordons la proposition de MEHRA (*loc. cit.*) de supprimer la sous-famille des *Pseudhemistominae* Szidat, en raison de la similitude que présente le genre *Pseudhemistomum* avec les *Cyathocotylinae* — la bissegmentation du corps ne paraissant pas constituer un caractère suffisant pour la définition d'une sous-famille (cas similaire des *Szidatinae* inclus dans les *Prohemistomatinae*).

<sup>1</sup> Chez *M. fajardensis*, on en compte 16 à 60, au lieu de 2 à 6, et ils ne mesurent que 44-53/32-40  $\mu$ , tandis que les œufs des autres espèces atteignent des diamètres de 80-112/60-80  $\mu$ .

<sup>2</sup> Non pas dans la figure 10, dessinée par MEHRA!

<sup>3</sup> Cf. MEHRA, *op. cit.*, fig. 8.

<sup>4</sup> *Idem.*, fig. 9.



## CLÉ DE DÉTERMINATION

Les désinences des groupes systématiques sont les suivantes:

-ides = superfamilia	-idi = supersubfamilia
-ines = subsuperfamilia	-inae = subfamilia
-idae = familia	-ini = subsubfamilia

1. Absence de poche du cirre <sup>1</sup>. Corps bisegmenté (morphologiquement et anatomiquement): segment antérieur assurant la fixation du parasite; segment postérieur contenant la majeure partie des organes génitaux. Ovaire <sup>2</sup> situé devant les testicules <sup>3</sup> disposés l'un derrière l'autre. Disposition axiale des follicules vitellogènes.

*Strigeides* Dubois

2

Système excréteur de la cercaire comprenant deux troncs collecteurs latéraux, remontant jusqu'au niveau de la ventouse ventrale, où ils se divisent en un canal antérieur et un canal postérieur, avec ou sans commissure transversale pré- ou postacétabulaire.

- Présence d'une poche du cirre <sup>4</sup>. Corps généralement indivis, parfois plus ou moins nettement bisegmenté ou muni seulement d'un petit appendice caudal. Position

<sup>1</sup> Sauf chez *Heterodiplostomum* Dub., genre néotropical (Brésil), dont la seule espèce est parasite d'Ophidiens (Colubridés). La poche, d'où le cirre est dévaginable, est précédée d'une paraprostate en forme de diverticule, l'ensemble étant indépendant du circuit génital mâle. Le canal éjaculateur et l'utérus débouchent l'un à côté de l'autre, au même niveau que la poche du cirre, dans une bourse copulatrice très réduite, dont le pore est dorsal, à quelque distance de l'extrémité du corps.

<sup>2</sup> L'ovaire est intertesticulaire chez *Mesophorodiplostomum* Dub., dont la seule espèce, parasite de Laridés, possède une bourse copulatrice dévaginable. Il est latéral et opposé au premier testicule asymétriquement développé chez *Ornithodiplostomum* Dub., représenté par une espèce parasite d'Anseridés, au corps ovale à linguiforme, indistinctement bisegmenté, et chez *Cynodiplostomum* Dub., qui, malgré son organe tribocytique petit et circulaire, est un Alariiné typiquement caractérisé par son hôte (le Chien) et par le confinement des glandes vitellogènes dans le segment antérieur.

<sup>3</sup> Les testicules sont opposés transversalement chez deux genres d'Alariinés: *Pharyngostomum* Ciurea et *Pharyngostomoides* Harkema, parasites de Carnivores, à glandes vitellogènes confinées dans le segment antérieur. Ils sont opposés obliquement chez *Paradiplostomum* La Rue, dont la seule espèce, caractérisée par un énorme cône génital, s'inféode aux Alligatoridés du Brésil.

<sup>4</sup> Cette poche se réduit à une simple vésicule séminale allongée et claviforme, libre dans le parenchyme, chez *Linstowiella viviparae* (v. Linst.) Szid., parasite de la Sterne paradis, ainsi que chez *Neogogatea bubonis* Chandler et Rausch, et *Neogogatea pandionis* Chandler et Rausch, hébergés respectivement par *Bubo virginianus* (Gm.) et *Pandion haliaëtus carolinensis* (Gm.).



relative variable de l'ovaire et des testicules, les trois organes n'étant jamais situés dans le même champ (en cas d'exception, l'ovaire serait intertesticulaire et non pas prétesticulaire). Disposition coronaire des follicules vitellogènes <sup>1</sup>.

*Cyathocotylides* Dubois 57

Système excréteur de la cercaire <sup>2</sup> comprenant quatre troncs collecteurs latéraux: deux externes, réunis par une commissure antérieure, et deux internes, convergeant et confluant en un canal médian qui rejoint cette commissure en son milieu <sup>3</sup>.

2. Segment antérieur cupuliforme, utriforme, marsupiforme ou tubuliforme. Organe tribocytique formé de deux lèvres linguiformes, rétractiles <sup>4</sup>, l'une ventrale, l'autre dorsale.

*Strigeines* Dubois 3

*Strigeidae* Railliet.

- Segment antérieur foliiforme, cochléariforme ou spathulé. Organe tribocytique de forme définie: arrondi et fongiforme, ou elliptique, linguiforme ou cordiforme, avec ou sans cavité.

*Diplostomatines* Dubois 14

- Segment antérieur bulbiforme, massif, développé à sa base en un bourrelet équatorial cupuliforme. Organe tribocytique formant un lobe allongé transversalement.

*Bolbocephalodines* Dubois

*Bolbocephalodidae* Strand

*Bolbocephalodes* Strand.

3. Parasites d'Oiseaux. Follicules vitellogènes répartis dans les deux segments ou confinés dans le segment postérieur.

*Strigeinae* Railliet 4

- Parasites de Mammifères. Follicules vitellogènes confinés dans le segment antérieur.

*Duboisieolinae* Baer

*Duboisieola* Baer.

<sup>1</sup> Voir le cas de *Szidatia* Dubois, n° 63.

<sup>2</sup> Les larves des *Cyathocotylidés* sont communément appelées « *Furcocercaires monostomes* » en raison de la régression ou de la disparition de la ventouse ventrale.

<sup>3</sup> Ces caractéristiques n'ont pas été vérifiées pour la cercaire de *Braunina cordiformis* Wolf, seule espèce représentant la famille des *Brauninidae* Bosma.

<sup>4</sup> Chez *Pseudapatemon elassocotylus* Dub. l'organe, d'apparence massive, ressemble à une sorte de bouchon implanté un peu obliquement dans la coupe formée par le premier segment.

4. Follicules vitellogènes répartis dans les deux segments.  
*Strigeini* <sup>1</sup> Dubois 5
- Follicules vitellogènes confinés dans le segment postérieur <sup>2</sup>.  
*Cotylurini* <sup>3</sup> Dubois 8
5. Follicules vitellogènes répartis assez également dans les deux segments. Cône génital délimité du parenchyme par sa propre musculature. Segment antérieur égal à la  $\frac{1}{2}$ , au  $\frac{1}{3}$ , au  $\frac{1}{4}$  ou au  $\frac{1}{5}$  de la longueur totale. 6
- Follicules vitellogènes prépondérants dans le segment postérieur et réduits, dans le segment antérieur, à deux petits amas inclus dans l'organe tribocytique. Cône génital non délimité du parenchyme. Segment postérieur 6 à 17 fois plus long que le segment antérieur.  
*Ophiosoma* Szidat.
6. Pharynx présent. 7
- Pharynx absent. Parasites de *Gressores* <sup>4</sup>.  
*Apharyngostrigea* Ciurea <sup>5</sup>.
7. Tendance à la concentration des follicules vitellogènes du segment antérieur en deux masses symétriques, ovoïdes, virguliformes ou sinueuses, contenues dans deux expansions latérales, réniformes et lobuleuses de la lèvre dorsale <sup>6</sup> de l'organe tribocytique, laquelle est intumescence à hypertrophiée aux dépens de la lèvre ventrale, ce qui détermine le galbe piriforme de cette partie du

<sup>1</sup> Les *Strigeini* sont parasites habituels de *Striges* et de *Caprimulgi*, d'*Accipitres* et de *Gressores*, de *Passeres*, et plus rarement de *Coraciae*, de *Cariamae* et de *Cuculi*. Nous les considérons comme parasites secondaires d'*Anseres*, de *Lari* et de *Charadrii*, et comme parasites occasionnels de *Galli* et de *Columbae*.

<sup>2</sup> Chez *Cotylurus hebraicus* Dub., de *Fulica atra* L., quelques rares follicules sont disséminés dans le segment antérieur. Chez *Cotylurus erraticus* (Rud.), parasite des Plongeurs, et chez *Schwartzitrema schwartzi* Pérez Vigueras, espèce cubaine hébergée par *Anhinga anhinga* L., les follicules pénètrent quelque peu dans la base du segment antérieur.

<sup>3</sup> Les *Cotylurini* sont hébergés habituellement par des Oiseaux nageurs (*Anseres*, *Lari*, *Alcae*, *Colymbi*, *Podicipedes*, *Steganopodes* et *Sphenisci*) et par les Echassiers de marais et de rivage (*Charadrii* et *Ralli*), rarement par des *Accipitres* et des *Gressores*.

<sup>4</sup> Sauf *Apharyngostrigea flexilis* Dub., trouvée chez un Falconidé.

<sup>5</sup> Synonyme: *Ridgeworthia* Verma, 1936 (cf. VIDYARTHI, 1937, p. 193).

<sup>6</sup> Lèvre antérieure (« Vorderlippe ») au sens de SZIDAT.

corps — parfois accentué jusqu'à la formation de deux puissantes saillies latérales, séparées par un sillon dorsal plus ou moins profond — et le rapprochement des ventouses relativement peu développées, l'acetabulum étant refoulé au  $\frac{1}{3}$  et même au  $\frac{1}{4}$  de la longueur du segment dont l'ouverture antérieure est typiquement rétrécie.  
*Parastrigea* Szidat.

— Follicules vitellogènes répartis aussi bien dans les parois du corps que dans les lèvres de l'organe tribocytique, sans concentration particulière en amas symétriques. Segment antérieur sans expansion latérale. Ventouses non rapprochées l'une de l'autre, l'acetabulum étant situé au milieu ou même en arrière du milieu de ce segment dont l'ouverture est le plus souvent large.

*Strigea* Abildgaard<sup>1</sup>.

8. (4) Formes élancées: segment postérieur allongé, à collet distinct, 2 à  $\pm$  20 fois plus long que le segment antérieur.

9

— Formes trapues: segment postérieur sans collet distinct,  $1\frac{1}{2}$  à  $4\frac{1}{2}$  fois plus long que le segment antérieur.

11

9. Cône génital peu apparent. Segment antérieur marsupiforme, oblong, de contour elliptique à sublosangique, comparable à une bourse ouverte et conique à cause d'un repli ventral marsupial, qui, développé jusqu'à mi-longueur du segment, limite l'exsertion de l'organe tribocytique.

*Schwartzitrema* Pérez Vigueras.

— Cône génital bien développé, délimité du parenchyme par sa propre musculature.

10

10. Segment postérieur  $4\frac{1}{2}$  à  $8\frac{1}{2}$  fois plus long que le segment antérieur qui est nettement cordiforme, piriforme, bulbiforme ou utriculiforme. Parasites de Laridés<sup>2</sup>.

*Cardiocephalus* Szidat.

<sup>1</sup> Synonyme: *Gongylura* Lutz, 1933. Les espèces du genre *Strigea* sont essentiellement adaptées aux Rapaces et aux Passériformes: sur 23 actuellement connues, 9 sont parasites d'*Accipitres*, 4 de *Striges* et 4 de *Passeres*.

<sup>2</sup> Sauf *Cardiocephalus physalis* (Lutz), hébergé par un Sphéniscidé.

- Segment postérieur  $8\frac{1}{2}$  à  $\pm 20$  fois plus long que le segment antérieur qui est peu déprimé, subinfundibuliforme et rappelle celui des Diplostomes.

*Nematostrigea* Sandground.

11. (8) Présence d'un bulbe génital musculeux et exsertile, enraciné dans la bourse copulatrice dont le pore est subterminal, dorsal. Absence de cône génital. Convergence de l'utérus et du canal éjaculateur débouchant au fond de la bourse, contre la paroi dorsale.

*Cotylurus* Szidat<sup>1</sup>.

- Absence de bulbe génital.

12

12. Partie distale de l'utérus rectiligne, traversant un cône génital et débouchant dans la paroi antérieure de la bourse copulatrice. Canal éjaculateur s'ouvrant obliquement à perpendiculairement dans l'utérus, à l'entrée dans le cône génital. Absence de poche éjaculatrice. Pore génital terminal.

13

- Partie distale de l'utérus procurvée, débouchant dans la paroi postérieure de la bourse copulatrice, soit directement, soit au sommet d'un petit cône génital rétractile. Canal éjaculateur parallèle à l'utérus dans lequel il débouche peu avant l'arrivée dans la bourse. Présence d'une poche éjaculatrice. Pore génital subterminal, dorsal. Parasites de *Charadrii*.

*Pseudapatemon* Dubois.

13. Cône génital non délimité du parenchyme. Parasites d'*Anseres*.<sup>2</sup>

*Apatemon* Szidat.

- Cône génital bien délimité, « inclus dans une capsule de fines fibres musculaires ». Parasites d'*Accipitres*.

*Pseudostrigea* Yamaguti.

14. (2) Parasites d'Oiseaux et de Mammifères. Absence de paraprostate. Testicules claviformes, piriformes, cordiformes ou bilobés, en forme d'haltère ou de circonvo-

<sup>1</sup> Synonyme: *Choanodiplostomum* Pérez Vigueras, 1944 (cf. DUBOIS et PÉREZ VIGUERAS, 1949, p. 260).

<sup>2</sup> Sauf *Apatemon pandubi* Pande, trouvé chez un Anhingidé de l'Inde.



lution, plus ou moins recourbés en fer à cheval, symétriques ou asymétriques, entiers ou lobés, quelquefois ovoïdes.

*Diplostomatidae* Poirier 15

— Parasites de Reptiles. Présence d'une paraprostate<sup>1</sup>. Testicules toujours sphériques ou ovoïdes, jamais lobés.

*Proterodiplostomatidae* Dubois 42

15. Parasites d'Oiseaux. Follicules vitellogènes répartis dans les deux segments ou confinés dans le segment postérieur. Organe tribocytique petit à moyen, s'ouvrant généralement par une fente médiane.

*Diplostomatinae* Monticelli 16

— Parasites de Mammifères (*Carnivora*, *Rodentia*, *Marsupiala*). Follicules vitellogènes confinés ou tendant à se confiner dans le segment antérieur<sup>2</sup>. Organe tribocytique se développant jusqu'à l'hypertrophie<sup>3</sup> et la massivité, avec occlusion (la fente se réduisant à un sillon médian).

*Alariinae* Hall et Wigdor 35

16. Follicules vitellogènes répartis dans les deux segments.

*Diplostomatini* Dubois 17

— Follicules vitellogènes confinés dans le segment postérieur.<sup>4</sup>

*Crassiphialini* Dubois 30

<sup>1</sup> Cet organe fait défaut chez *Mesodiplostomum* Dub., genre néotropical (Brésil), parasite d'Alligatoridés, et chez *Proalarioides* Yamag., genre paléarctique (Japon et Inde), hébergé par des Colubridés.

<sup>2</sup> Chez *Enhydridiplostomum* Dub. l'habitus est diplostomien, en ce sens qu'on observe encore une dispersion plus ou moins étendue des follicules vitellogènes dans le segment postérieur claviforme, plus long que l'antérieur.

Chez *Fibricola lucida* (La Rue et Bosma) et *F. texensis* Chandler on trouve une semblable dispersion suivant deux bandes parallèles, mais les follicules sont beaucoup plus clairsemés et difficiles à observer chez la seconde espèce. Voir encore note 2, page 674.

Chez un Diplostome de Didelphyidés (*Diplostomum variable* Chandler), pour lequel nous avons proposé l'érection du genre *Didelphodiplostomum* (1944), les follicules vitellogènes ont une densité plus forte dans le segment antérieur: ils s'y étendent jusqu'à la bifurcation de l'intestin et envahissent l'organe tribocytique; ils sont beaucoup plus clairsemés dans le segment postérieur, où ils se concentrent en un ruban médian ventral, qui se divise en arrière des testicules, sans former cependant d'amas latéraux bien distincts (voir n° 40 et note 1, page 675).

<sup>3</sup> Sauf chez *Fibricola* Dub. et *Cynodiplostomum* Dub., où l'organe reste petit et circulaire.

<sup>4</sup> Dans le genre *Allodiplostomum* Yamag., inféodé aux *Charadrii*, les glandes vitellogènes se prolongent jusque dans le lobe postéro-médian de l'organe tribocytique.

17. Présence de pseudo-ventouses (ou de formations homologues). 18
- Absence de pseudo-ventouses. 25
18. Corps présentant une rétroflexion complète, les deux segments, nettement délimités, étant soudés partiellement par plus de la moitié de leur face dorsale.  
*Harvardia* Baer.
- Corps ne présentant pas de rétroflexion complète. 19
19. Corps linguiforme, morphologiquement insegmenté. Ventouse buccale flanquée de deux amas de glandes prosodtiques <sup>1</sup>, déterminant deux lobes céphaliques latéraux.  
*Glossodiplostomum* Dubois.
- Corps non linguiforme. Ventouse buccale flanquée de pseudo-ventouses. 20
20. Segment postérieur présentant dorsalement, au niveau du deuxième testicule, une profonde invagination tubuleuse, perpendiculaire à l'axe du corps, resserrée par un sphincter globulaire à mi-hauteur et sans communication avec les conduits génitaux.  
*Sphincterodiplostomum* Dubois.
- Segment postérieur ne présentant pas d'invagination tubuleuse dorsale. 21
21. Corps cylindroïde, indistinctement bisegmenté, à segment antérieur court, isodiamétrique et cochléariforme, qu'aucune constriction transversale ne sépare du segment postérieur cylindrique, plus long et de diamètre à peu près égal. Organe tribocytique fongiforme, circulaire, à fente médiane. Parasites de Falconidés.  
*Glossodiplostomoides* Bhalerao <sup>2</sup>.
- Corps piriforme à subtriangulaire, profondément excavé ventralement (en forme de poche) dans sa première

<sup>1</sup> Ensemble de cellules glandulaires amassées dans la région céphalique et dont la sécrétion, expulsée par les contractions d'éléments musculaires, contribuerait à assurer la fixation du parasite à la muqueuse de l'hôte.

<sup>2</sup> Synonyme: *Pseudoglossodiplostomum* Dubois, 1944.

moitié, massif dans la seconde, à bisegmentation morphologique assez peu apparente, à largeur maximum plus ou moins en avant, parfois à la hauteur de l'extrémité céphalique trilobée, progressivement atténué vers l'arrière et dont le contour ressemble à celui d'un utérus humain. Organe tribocytique infundibuliforme à l'état d'extension, d'aspect variable et à sillon médian une fois contracté. Parasites de Phalacrocoracidae.

*Hysteromorpha* Lutz.

- Corps ni cylindroïde, ni piriforme, n'atteignant généralement pas sa largeur maximum en avant, à bisegmentation morphologique ordinairement très apparente, à segment antérieur oblong, foliiforme ou cochléariforme. 22
- 22. Présence d'un bulbe génital musculeux, s'enracinant au fond de la bourse copulatrice. *Bolbophorus* Dubois.
- Absence du bulbe génital dans la bourse copulatrice. 23
- 23. Présence d'un groupe de glandes unicellulaires géantes autour de la ventouse ventrale, débouchant à la surface ventrale par autant de conduits séparés. Présence d'un cône génital. *Adenodiplostomum* Dubois.
- Absence de glandes unicellulaires géantes autour de la ventouse ventrale. 24
- 24. Présence d'un cône génital. Bisegmentation du corps peu distincte; segment postérieur toujours conique. Testicules symétriquement développés, le premier toujours plus large que le second. *Tylodelphys* Diesing.<sup>1</sup>

Formes adultes provenant de métacercaires du type *Tylodelphys*. La cercaire de *Tylodelphys excavata* (Rud.) possède quatre cellules glandulaires devant la ventouse ventrale.

- Absence de cône génital. Bisegmentation du corps ordinairement bien distincte. Premier testicule généralement asymétrique et claviforme.

*Diplostomum* v. Nordmann.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Synonyme: *Prodiplostomum* Ciurea, 1933.

<sup>2</sup> Synonymes: *Proalaria* La Rue, 1926; *Neoalaria* Lal, 1939 (cf. BHALERAO, 1942, p. 210).

Formes adultes provenant de métacercaires du type *Diplostomulum*. La cercaire de *Diplostomum spathaceum* (Rud.) a quatre cellules glandulaires derrière la ventouse ventrale.

25. (17) Corps elliptique, à bisegmentation morphologique non apparente, concave ventralement, s'épaississant progressivement jusqu'aux  $\frac{2}{3}$  de sa longueur, où débute le segment postérieur. Ovaire opposé au testicule antérieur. Bourse copulatrice dévaginable.

*Ornithodiplostomum* Dubois.

- Corps à bisegmentation morphologique nettement distincte. 26

26. Bourse copulatrice dévaginable. 27

- Bourse copulatrice non dévaginable. 28

27. Ovaire devant les testicules. Essentiellement parasites de *Gressores*. *Posthodiplostomum* Dubois<sup>1</sup>.

- Ovaire intertesticulaire, latéral.

*Mesophorodiplostomum* Dubois.

28. Ventouse buccale globulaire ou ellipsoïdale. 29

- Ventouse buccale ellipsoïdale à tronconique, pourvue d'une crête équatoriale annulaire, faisant fortement saillie dorsalement et latéralement et s'atténuant à la surface ventrale.

*Lophosicyadiplostomum* Dubois.

29. Parasites essentiellement adaptés aux *Accipitres* et aux *Striges* (beaucoup plus rarement aux *Cuculi*, *Pici* et *Upupae*). *Neodiplostomum* Railliet<sup>2</sup>.

- Parasites de *Charadrii*. *Procrassiphiala* Verma<sup>3</sup>.

30. (16) Présence de pseudo-ventouses. Vésicule séminale non suivie d'une poche éjaculatrice. Pore génital subterminal. Parasites de *Charadrii*. Groupe des « *Charadriicolae* ». 31

<sup>1</sup> Synonyme: *Neodiplostomum* Railliet, 1919, *ex parte*.

<sup>2</sup> Synonymes: *Conchogaster* Lutz, 1928, *ex parte*; *Triplostomum* Lutz, 1928; *Neodiplostomoides* Vidyarthi, 1938 (cf. BHALERAO, 1942, p. 211).

<sup>3</sup> La diagnose sommaire de VERMA (1936) ne permet pas de distinguer nettement ce genre de *Neodiplostomum* Rail.



- Absence de pseudo-ventouses. Vésicule séminale suivie d'une poche éjaculatrice située dorsalement ou d'une pars prostatica bien différenciée (genre *Cercocotyla*). Pore génital terminal. Parasites d'*Halcyones*<sup>1</sup>. Groupe des « Alcyonicolae ». 32
- 31. Follicules vitellogènes s'avancant jusque dans le lobe postéro-médian de l'organe tribocytique.  
*Allodiplostomum* Yamaguti.
- Follicules vitellogènes strictement limités au segment postérieur. *Pulvinifer* Yamaguti.
- 32. Organe tribocytique grand, bulbeux, s'étendant en forme de dôme surbaissé jusqu'au niveau du pharynx et occupant entièrement la dépression cupuliforme du segment antérieur. *Crassiphiala* Van Haitsma.
- Organe tribocytique petit, ne dépassant pas le niveau de la ventouse ventrale et dont le diamètre longitudinal n'atteint que le  $\frac{1}{6}$ , le  $\frac{1}{5}$ , le  $\frac{1}{4}$  ou le  $\frac{1}{3}$  de la longueur du segment antérieur cochléariforme, plat ou concave. 33
- 33. Présence d'une grande « ventouse atriale » dans la bourse copulatrice. *Cercocotyla* Yamaguti.
- Absence de ventouse atriale dans la bourse copulatrice. 34
- 34. Cône génital protrusible, à moitié enveloppé d'un repli prépuccial disposé ventralement et ayant, en coupe optique, l'apparence d'une luette (uvula) ou d'un bulbe. Ventouse ventrale plus petite que la ventouse buccale, ou absente. *Uvulifer* Yamaguti<sup>2</sup>.
- Cône génital protrusible, sans repli prépuccial. Ventouse ventrale plus grande que la ventouse buccale. *Pseudodiplostomum* Yamaguti.
- 35. (15) Forme aberrante: constriction transversale postérieure aux glandes génitales, isolant le « corps » proprement dit — composé des deux segments antérieur et pos-

<sup>1</sup> Seul, *Uvulifer erraticus* Chandler et Rausch est parasite de *Passeres*.

<sup>2</sup> Synonyme: *Conchogaster* Lutz, 1928, *ex parte*.

térieur dont le premier se développe en forme de « spathe » enveloppant l'organe tribocytique — du « pied » constitué par deux protubérances divergentes: l'une dorsale, largement conique, dont l'axe, faisant un angle obtus avec celui du corps, est parcouru par la bourse copulatrice tubuleuse — à ouverture subterminale, ventrale, à son extrémité largement arrondie, — l'autre ventrale, plus petite, busquée ou conique, à extrémité souvent terminée en mamelon au sommet duquel s'ouvre le pore excréteur et dont l'axe est parcouru par le diverticule aveugle de la bourse copulatrice. *Podospathalium* Dubois.

- Forme normale: la constriction transversale sépare les deux segments du corps. 36
- 36. Testicules situés l'un à côté de l'autre. 37
- Testicules situés l'un derrière l'autre. 38
- 37. Présence de pseudo-ventouses et d'une poche éjaculatrice. Testicules ovoïdes. Organe tribocytique moyen à grand, ovale ou presque rond.  
*Pharyngostomoides* Harkema.
- Absence de pseudo-ventouses et de poche éjaculatrice. Testicules multilobés. Organe tribocytique grand et large, subcordiforme. *Pharyngostomum* Ciurea <sup>1</sup>.
- 38. Présence de pseudo-ventouses. 39
- Absence de pseudo-ventouses. *Fibricola* Dubois <sup>1 2</sup>.
- 39. Ovaire latéral, opposé au testicule antérieur. Organe tribocytique petit, circulaire. *Cynodiplostomum* Dubois.
- Ovaire prétesticulaire. 40

<sup>1</sup> Pas de stade mésocercaire: cycle vital se réalisant sur trois hôtes. Le tronc caudal de la cercaire ne contient que deux protonéphridies.

<sup>2</sup> Synonyme: *Theriodiplostomum* Dubois, 1944 (cf. DUBOIS et RAUSCH, 1950, p. 45, Note sur le genre *Fibricola* Dubois). Cette synonymie résulte non seulement de la similitude des caractères anatomiques des formes adultes qui constituent le phylum fibricolien, prototypé par *Fibricola cratera* (Barker et Noll), mais aussi de la grande ressemblance entre la cercaire du type générique *Theriodiplostomum* (syn. *Neodiplostomum*) *lucidum* (La Rue et Bosma), étudiée par WEST (1935), et celle de *Fibricola texensis* Chandler.

40. Organe tribocytique moyen, fongiforme, rond ou ovale, souvent plus large que long, ne dépassant pas le milieu du segment antérieur. Ovaire latéral (devant le testicule antérieur). Parasites de Didelphyidés.

*Didelphodiplostomum* Dubois <sup>1</sup>.

- Organe tribocytique presque toujours grand et allongé, elliptique ou linguiforme (rarement moyen et ovale, mais alors plus long que large <sup>2</sup>), dépassant dans tous les cas le milieu du segment antérieur et excédant le plus souvent la moitié de la longueur de celui-ci.

41

41. Segment antérieur plus court que le segment postérieur claviforme, où l'ovaire se situe entre le 1/3 et le 1/4 de la longueur et où les follicules vitellogènes ont une densité plus faible, étant dispersés latéralement le long des caeca, soit jusqu'au niveau de l'ovaire, soit jusqu'à la hauteur de la bourse copulatrice. *Enhydridiplostomum* Dubois.

- Segment antérieur plus long que le segment postérieur. Ovaire intersegmentaire. Follicules vitellogènes confinés dans le premier segment et ne débordant que rarement dans le second.

*Alaria* Schrank <sup>3</sup>.

- a) Extrémité antérieure pourvue de deux auricules (ou tentacules) aliformes et saillantes.

Sous-genre: *Alaria* Krause.

- b) Extrémité antérieure pourvue de deux pseudo-ventouses flanquant la ventouse buccale, généralement au niveau du bord postérieur de celle-ci.

Sous-genre: *Paralaria* Krause.

42. (14) Parasites de Crocodiliens et de Chéloniens. Organe tribocytique petit ou moyen, avec papilles.

*Proterodiplostomatidi* Dubois 43

<sup>1</sup> Nous maintenons ce genre en dépit de sa ressemblance avec *Diplostomum* v. Nordm., tant que la parenté des espèces-types n'a pas été démontrée par la comparaison des cycles vitaux, l'étude des cercaires en particulier.

<sup>2</sup> C'est le cas d'*Alaria dubia* Chandler et Rausch (de *Ictis noveboracensis* Dekay) et de *Pharyngostomoides procyonis* Harkema (de *Procyon lotor* L.), tous deux aux Etats-Unis.

<sup>3</sup> Interpolation d'un stade mésocercaire: cycle vital requérant le concours de quatre hôtes. Le tronc caudal de la cercaire contient quatre protonéphridies.

- Parasites d'Ophidiens. Organe tribocytique grand, sans papilles.  
*Ophiodiplostomatidi* Dubois  
*Ophiodiplostomatinae* Dubois 54
- 43. Follicules vitellogènes répartis dans les deux segments ou confinés dans le segment postérieur.  
*Proterodiplostomatinae* Dubois 44
- Follicules vitellogènes confinés dans le segment antérieur.  
*Polycotylinae* Monticelli 48
- 44. Follicules vitellogènes répartis dans les deux segments.  
 Nov. subsubfam. *Proterodiplostomatini* 45
- Follicules vitellogènes confinés dans le segment postérieur.  
 Nov. subsubfam. *Massoprostatini*  
*Massoprostatum* Caballero.
- 45. Pas de glande prostatique distincte. L'utérus et le canal éjaculateur convergent pour déboucher au sommet d'un cône génital rétractile, abrité dans une bourse copulatrice bulbeuse s'ouvrant largement par une échancrure lobée, dorsale et médiane, et dont la cavité communique avec un petit diverticule ventro-postérieur.  
*Mesodiplostomum* Dubois.
- Une paraprostate existe, plus ou moins développée. 46
- 46. Confluence des conduits sexuels en un canal hermaphrodite s'ouvrant au sommet d'un cône génital. Paraprostate claviforme, bien développée et musculeuse, recevant le canal éjaculateur au niveau de son dernier quart et l'utérus à son extrémité amincie, qui occupe l'axe du cône génital.  
*Archaeodiplostomum* Dubois.
- Utérus s'ouvrant séparément dans la bourse copulatrice. 47
- 47. Paraprostate très développée et bien visible (*in toto*), tubuleuse et dont le fin canal efférent débouche, avec le canal éjaculateur, au sommet d'un petit cône génital adhérent à une formation musculeuse ressemblant à une ventouse et située à l'extrémité postérieure du corps (ventouse atriale). Utérus s'ouvrant séparément entre



cette dernière et le cône génital. Bourse copulatrice spacieuse, à large ouverture subterminale.

*Proterodiplostomum* Dubois.

— Petite paraprostate occupant l'axe d'un cône génital appointi, au sommet duquel elle débouche, et recevant le canal éjaculateur au milieu de sa longueur. Utérus s'ouvrant séparément à la base du cône génital, au-devant d'une saillie de la paroi ventrale de la bourse copulatrice.

*Pseudoneodiplostomum* Dubois.

48. (43) Confluence des conduits sexuels (utérus, canal éjaculateur et canal prostatique) en un canal hermaphrodite s'ouvrant au sommet d'un cône génital. 49

— Canal prostatique s'ouvrant séparément dans la bourse copulatrice. Confluence de l'utérus et du canal éjaculateur. 51

49. Présence d'une série de 14 à 20 ventouses, de diamètre croissant d'avant en arrière, sur la face dorsale du segment postérieur. Glande de Mehlis et réservoir vitellin prétesticulaires. Longue paraprostate très développée. Présence d'une ventouse au fond de la bourse copulatrice (ventouse atriale). *Polycotyle* Willemoes-Suhm.

— Absence d'une série de ventouses sur la face dorsale du segment postérieur. Glande de Mehlis et réservoir vitellin intertesticulaires. Paraprostate ellipsoïdale, musculeuse, à parois épaisses. 50

50. Présence d'une « poche secondaire » que traverse le canal hermaphrodite. Le canal éjaculateur se déverse dans la paraprostate dont le conduit efférent conflue avec l'utérus à l'entrée de la poche secondaire.

*Pseudocrocodicola* Byrd et Reiber.

— Absence de « poche secondaire ». Le canal éjaculateur se déverse dans l'utérus avant la confluence de celui-ci avec le canal prostatique <sup>1</sup>. *Crocodicola* Poche.

<sup>1</sup> Interprétation différente par BYRD et REIBER (cf. 1942, p. 54, 55, 58): comme chez *Pseudocrocodicola*, le canal éjaculateur se déverserait dans le canal prostatique avant la confluence de celui-ci avec l'utérus. En fait, dans la topographie de ces conduits, les points litigieux sont très rapprochés.

51. (48) Présence, dans le segment postérieur, d'une « capsule dorsale », à parois épaisses, s'ouvrant à l'extérieur par un petit pore situé sur la ligne médiane.

*Cystodiplostomum* Dubois.

- Absence de « capsule dorsale ».

52

52. Corps morphologiquement distinctement bisegmenté.

*Prolecithodiplostomum* Dubois.

- Corps morphologiquement indistinctement bisegmenté, linguiforme.

53

53. Bourse copulatrice énorme, occupant la seconde moitié du segment postérieur et abritant un volumineux cône génital. Testicules déplacés, de ce fait, opposés obliquement. Organe tribocytique circulaire, de la grandeur des ventouses.

*Paradiplostomum* La Rue.

- Bourse copulatrice occupant au maximum le dernier tiers du segment postérieur. Testicules normalement disposés l'un derrière l'autre. Organe tribocytique circulaire ou elliptique, plus grand que les ventouses.

*Herpetodiplostomum* Dubois.

54. (42) Présence de pseudo-ventouses. Follicules vitello-gènes confinés principalement dans le segment antérieur. Prostate diffuse. Partie distale de l'utérus traversant un large cône musculaire au centre duquel elle reçoit le canal éjaculateur, d'où résulte un canal hermaphrodite.

*Proalarioides* Yamaguti <sup>1</sup>.

- Absence de pseudo-ventouses. Follicules vitellogènes répartis dans les deux segments. Paraprostate tubuleuse. Partie distale de l'utérus ne traversant pas un cône musculaire. Pas de canal hermaphrodite: l'utérus et le canal éjaculateur ne convergeant qu'au pore génital.

55

55. Présence d'une poche du cirre à parois musculueuses, à cirre dévaginable, précédée d'une paraprostate en forme de diverticule, l'ensemble étant indépendant du circuit génital mâle. Utérus et canal éjaculateur convergeant

<sup>1</sup> Synonyme: *Travassosstomum* Bhalerao, 1938 (cf. MEHRA, 1943, p. 70).

pour déboucher l'un à côté de l'autre, au même niveau que la poche du cirre, dans une bourse copulatrice très réduite. *Heterodiplostomum* Dubois.

— Absence de poche du cirre indépendante du circuit génital mâle.

56

56. Follicules vitellogènes plus abondants dans le segment postérieur, où ils forment deux amas allongés et compacts. Organe tribocytique largement elliptique, s'étendant au delà du milieu du segment antérieur. Petite paraprostate. Minuscule cône génital, abrité dans une bourse copulatrice très réduite. *Ophiodiplostomum* Dubois.

— Follicules vitellogènes plus abondants dans le segment antérieur, où ils envahissent l'organe tribocytique longuement elliptique, qui s'étend au delà du milieu de ce segment. Paraprostate moyenne. *Petalodiplostomum* Dubois.

57. (1) Corps soit piriforme et massif, soit ovale à linguiforme ou foliiforme à spathacé et plus ou moins concave ventralement. Organe tribocytique soit cyathoïde, soit circulaire ou elliptique, dans lequel ne pénètrent pas ou qu'en partie les organes génitaux. Testicules ovoïdes à ellipsoïdes, sphériques ou réniformes, parfois virguli-formes ou plus ou moins bi- ou trilobés, jamais multilobés. Parasites de Reptiles, d'Oiseaux et de Mammifères.

*Cyathocotylidae* Poche 58

— Corps utriforme par le fait du grand développement du repli ventral latéro-postérieur formant une sorte de « manteau » enveloppant complètement l'organe tribocytique et s'ouvrant à l'extrémité antérieure pour permettre la fixation du parasite. Organe tribocytique compact, cordiforme, hypertrophié, englobant la totalité des glandes génitales, les follicules vitellogènes, les circonvolutions de l'utérus et les caeca. Testicules profondément multilobés. Parasites de Mammifères marins.

*Brauninidae* Bosma

*Braunininae* Wolf

*Braunina* Heider.

58. Follicules vitellogènes disposés autour de l'organe tribocytique en une large couronne concentrique s'étendant frontalement jusqu'à la périphérie du corps pour atteindre le niveau du pharynx ou du moins s'en approcher. Testicules opposés obliquement ou situés l'un à côté de l'autre, exceptionnellement l'un derrière l'autre <sup>1</sup>. Position variable de l'ovaire.

*Cyathocotylidi* Dubois

59

*Cyathocotylinae* Mühling.

- Follicules vitellogènes soit disposés primitivement autour d'un organe tribocytique peu développé, s'ouvrant par une fente médiane, en une couronne de moyenne dimension et souvent excentrique, toujours confinée en arrière de la ventouse ventrale équatoriale ou pré-équatoriale (celle-ci étant située entre la moitié et le premier quart de la longueur du corps), soit pénétrant secondairement, en totalité ou en partie, dans un organe tribocytique plus développé ou même hypertrophié, massif et sans fente médiane, qui peut atteindre le pharynx. Testicules situés le plus souvent l'un derrière l'autre, l'ovaire étant intermédiaire et latéral.

*Prohemistomatidi* Dubois

61

59. Corps indivis, ovoïde à fusiforme, piriforme ou bulbiforme, plus rarement subglobulaire, à follicules vitellogènes relativement gros, disposés en couronne à la périphérie.

60

- Corps bisegmenté, à segment antérieur foliiforme (comparable à celui des Diplostomes), à segment postérieur court, peu développé, à follicules vitellogènes relativement petits, disséminés dans les deux segments, avec disposition coronaire dans le premier. *Pseudhemistomum* Szidat.

60. Corps massif, sans concavité, à face ventrale surélevée en un volumineux socle tronconique projetant vers l'avant un gros organe tribocytique cyathoïde, creusé en cratère <sup>2</sup>.

*Cyathocotyle* Mühling <sup>3</sup>.

<sup>1</sup> *Cyathocotyle szidatiana* Faust et Tang.

<sup>2</sup> Voir aussi 3<sup>e</sup> note infrapaginale, p. 661.

<sup>3</sup> Synonyme: *Paracyathocotyle* Szidat, 1936.



- Corps déprimé ou excavé ventralement en forme de poche ou de bourse, encerclant ou abritant un organe tribocytique circulaire ou ovale, creusé d'une cavité centrale <sup>1</sup>.  
*Holostephanus* Szidat <sup>2</sup>.
- 61. (58) Organe tribocytique relativement peu développé, s'ouvrant par une fente médiane et autour duquel les follicules vitellogènes, confinés en arrière de la ventouse ventrale équatoriale ou pré-équatoriale, s'amassent en se disposant presque toujours en couronne.  
*Prohemistomatinae* Lutz 62
- Organe tribocytique en voie d'hypertrophie, ne s'ouvrant pas par une fente médiane et dans lequel pénètrent les follicules vitellogènes, avec tendance à s'y confiner.  
*Prosostephaninae* Szidat 68
- 62. Corps nettement bisegmenté et dont le segment postérieur contient tout ou partie des organes génitaux (glandes vitellogènes exceptées). 63
- Corps indivis ou terminé tout au plus par un appendice dorso-subterminal dans lequel ne pénètrent jamais les gonades. 64
- 63. Organe tribocytique nettement oblong, linguiforme, deux fois plus long que large, s'élevant au-dessus de la surface ventrale et s'avancant en porte à faux un peu au delà des deux grands amas allongés de follicules vitellogènes, qui flanquent sa base d'insertion et se disposent parallèlement à elle jusqu'au niveau intersegmentaire (= intertesticulaire). Parasites de Serpents. *Szidatia* Dubois.
- Organe tribocytique subcirculaire ou ovale, non saillant, à cavité formée par invagination de la surface ventrale (ce dont témoigne l'armature cuticulaire interne et marginale), et autour duquel les follicules vitellogènes se disposent en fer à cheval ouvert en arrière. Parasites de Serpents.  
*Gogatea* Lutz.

<sup>1</sup> Voir aussi 3<sup>e</sup> note infrapaginale, p. 661.

<sup>2</sup> Synonyme: *Cyathocotyloides* Szidat, 1936.

64. Cirre énorme (pouvant atteindre presque 300  $\mu$  de longueur et une trentaine de  $\mu$  de diamètre à l'état de protraction). Gonades disparaissant chez les individus ovigères. Rapport de la longueur du corps au diamètre de la couronne vitelline  $> 4$ . Parasites de Serpents.

*Mesostephanoides* nov. gen.

- Cirre petit. Gonades subsistant pendant la maturité sexuelle. Rapport de la longueur du corps au diamètre de la couronne vitelline compris entre 1,7 et 3,4. Parasites d'Oiseaux, plus rarement et secondairement (ou accidentellement ?) de Mammifères.

65

65. Présence d'un sphincter vaginal. Hôtes naturels des adultes: *Steganopodes*<sup>1</sup> (hôte secondaire ou accidentel: le Chien).

*Mesostephanus* Lutz.

- Absence de sphincter vaginal.

66

66. Absence de poche du cirre: la vésicule séminale reste libre dans le parenchyme. Hôtes des métacercaires: Mollusques. Hôte naturel des adultes: *Sterna paradisaea* Bränn.

*Linstowiella* Szidat.

- Présence d'une poche du cirre. Hôtes des métacercaires: Poissons.

67

67. Extrémité postérieure du ver constituant un petit appendice dorso-subterminal, déviant de l'axe du corps et s'insérant obliquement à l'arrière de sa face convexe (visible sur le vivant, souvent complètement rétracté *in toto*). Poche du cirre moyennement développée, confinée dans le dernier quart du corps et ne pénétrant pas dans la zone du premier testicule. Ventouse ventrale absente ou très faiblement développée (diamètre maximum 40  $\mu$ ). Cercaire sans ventouse ventrale, à fourchons privés de replis natatoires. Hôtes naturels des adultes: encore inconnus.

*Paracoenogonimus* Katsurada.

- Extrémité postérieure du ver plus ou moins extensible, conique ou subcylindrique, en continuité directe avec le

<sup>1</sup> Sauf pour *Mesostephanus haliasturis* Tub. et Masil. [!? voir p. 652].

reste du corps (ne constituant pas un appendice dorso-subterminal). Poche du cirre bien développée, s'étendant sur les deux derniers cinquièmes ou la moitié de la longueur du ver et pouvant atteindre la zone du premier testicule. Ventouse ventrale également bien développée (60 à 90  $\mu$  de diamètre), à peu près aussi grande ou plus grande que la ventouse buccale et située entre les 25 et les 40/100 de la longueur du corps. Cercaire avec ventouse ventrale, à fourchons munis de replis natatoires. Hôtes naturels des adultes: *Accipitres*<sup>1</sup> (expérimentalement: *Gressores*). *Prohemistomum* Odhner.

68. (61) Poche du cirre faiblement développée, réduite (dans sa partie proximale du moins) à une vésicule séminale à parois minces. Absence de ventouse ventrale. Ventouse buccale plus petite que le pharynx.

*Neogogatea* Chandler et Rausch.

- Poche du cirre bien développée. Présence d'une ventouse ventrale (sauf chez *Prosostephanus pagumae* (Faust et Tang). Ventouse buccale plus grande que le pharynx.

69

69. Testicules confinés dans la seconde moitié du corps, lequel est profondément déprimé en une poche limitée par un large repli ventral latéro-postérieur qui la borde aux 2/5 antérieurs et recouvre la seconde moitié de l'organe tribocytique dont le front atteint le niveau de la ventouse ventrale ou celui du pharynx. Œufs petits (89-97/57-67  $\mu$ ).

*Duboisia* Szidat.

- Testicules (toujours situés l'un derrière l'autre) occupant une très large zone pouvant s'étendre jusqu'au 1/4, au 1/5 ou même au 1/8 antérieurs du corps dont la concavité ventrale, établie sur les quatre premiers cinquièmes du ver, se trouve entièrement occupée par l'organe tribocytique massif, qui atteint le niveau du pharynx ou celui de la ventouse buccale. Œufs très grands (130-148/90-102  $\mu$ ).

*Prosostephanus* Lutz<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Sauf pour *Prohemistomum fregatae* (Tub. et Masil.) [!? voir pp. 651-652].

<sup>2</sup> Synonyme: *Travassosella* Faust et Tang, 1938.

## SOMMAIRE

Deux nouvelles sous-sous-familles sont définies (p. 639, note 1): celles des *Proterodiplostomatini* et des *Massoprostatini*.

Des arguments sont en faveur du maintien de la sous-famille des *Alariinae* Hall et Wigdor, et du retour à celle-ci du genre *Pharyngostomum* Ciurea.

Un essai systématique des *Cyathocotylidae* Poche, 1925, est basé sur la considération de quatre sous-groupes larvaires (dont un nouveau, « *Novena* », avec la cercaire de *Cyathocotyle orientalis* Faust comme type). Le statut des *Prohemistomatidi* et des *Cyathocotylidi* Dubois, 1938, est maintenu.

Les genres *Linstowiella* Szidat, *Paracoenogonimus* Katsurada, *Prohemistomum* Odhner et *Mesostephanus* Lutz sont définis par de nouvelles diagnoses. La forme adulte de *Cercaria szidati* (Anderson, 1944) est attribuée au genre *Paracoenogonimus* Katsurada. *Mesostephanus odhneri* (Travassos, 1924) fait retour au genre *Prohemistomum* Odhner, qui s'enrichit de quatre espèces attribuées jusqu'ici à *Mesostephanus* Lutz: *Prohemistomum milvi* (Yamaguti, 1939) comb. nov., *Prohemistomum fregatae* (Tubangui et Masiluñgan, 1941) comb. nov., *Prohemistomum indicum* (Mehra, 1947) comb. nov. (syn. *Prohemistomum odhneri* Mehra, 1947, nec Travassos, 1924) et *Prohemistomum lutzi* (Vidyarthi, 1948) comb. nov. Quant à *Mesostephanus indicus* Vidyarthi, 1948, nec Mehra, 1947, il est considéré comme variété de *Prohemistomum milvi* Yamaguti (var. *indianum*). Une ventouse ventrale a été observée sur le matériel original de *Mesostephanus longisaccus* Chandler, ce qui écarte les doutes sur l'attribution générique de ce parasite.

Parmi les Prohémistomes de Reptiles, le genre *Szidatia* Dubois est réhabilité sur la base d'une revision du matériel original, puis défini par une diagnose. L'érection d'un nouveau genre, *Mesostephanoides*, est proposée pour *Mesostephanus burmanicus* R. C. Chatterji, 1940.

Le genre *Travassosella* Faust et Tang, 1938, est considéré comme synonyme de *Prosostephanus* Lutz, 1935, type de la sous-famille des *Prosostephaninae* Szidat, dont le statut est remis en vigueur.



*Prosostephanus parvoviparus* Faust et Tang, 1938, paraît attribuable au genre *Duboisia* Szidat.

Dans les *Cyathocotylidi* Dubois, la suppression de la sous-famille des *Pseudhemistominae* Szidat paraît justifiée, mais l'érection du sous-genre *Neocyathocotyle* Mehra, 1943, n'est pas reconnue nécessaire.

## BIBLIOGRAPHIE

1933. AZIM, M. A. *On Prohemistomum vivax* (Sonsino, 1892) and its development from *Cercaria vivax* Sonsino, 1892. Z. Parasitenk., vol. 5, p. 432-436; 6 fig.
1941. ALEGRET, M. J. *Contribución al conocimiento de los vermes parásitos de Phalacrocorax Auritus Floridanus*. 32 p.; 22 fig. La Habana.
1944. ANDERSON, D. J. *Studies on Cercaria szidati* sp. nov., a new furcocercous cercaria of the *Vivax* type. J. Parasit., vol. 30, p. 264-268; pl. 1.
1945. — *Determination of the life history of Cercaria szidati, a furcocercous larval trematode of the Vivax type*. Id., vol. 31 (suppl.), p. 20.
1950. ANDERSON, D. J. et CABLE, R. M. *Studies on the life history of Linstowiella szidati* (Anderson) (Trematoda: Strigeatoidea: Cyathocotylidae). J. Parasit., vol. 36, p. 395-410; pl. 1-2.
1938. BAER, J. G. *Duboisiiella proloba* n. gen. n. sp., un Trématode de la Sarigue, *Didelphys aurita* L. Livr. Jub. Prof. Travassos, p. 75-80; 2 pl.
1951. BAER, J. G. et DUBOIS, G. *Note sur le genre Pharyngostomum Ciúrea, 1922* (Trematoda: Strigeida). Bull. Soc. neuch. Sci. nat., t. 74, p. 77-82; 1 fig.
1940. BAYLIS, H. A. *On a further Collection of Parasitic Worms from the Belgian Congo*. Ann. Mag. Nat. Hist., vol. 5, p. 401-417; 6 fig.
1938. BHALERAO, G. D. *On a new Trematode, Travassosstomum natritis* n. g., n. sp., from the intestine of the Indian River-Snake, *Natrix piscator* (Schneider). Livr. Jub. Prof. Travassos, p. 81-86; 2 fig.
1942. — *On Strigeida (Trematoda) from India*. Rec. Ind. Mus. Calcutta, vol. 44, p. 207-216.
1934. BOSMA, N. J. *The life history of the Trematode Alaria mustelae, sp. nov.* Trans. Amer. micr. Soc., vol. 53, p. 116-153; pl. 8-10.

1939. BYRD, E. E. *Studies on the blood flukes of the family Spirorchidae. Part II. Revision of the family and description of new species.* J. Tenn. Acad. Sci., vol. 14, p. 116-161; pl. 1-4.
1940. — *A note on the strigeid Trematodes of the Alligator, with remarks on the « Prostatic » gland.* J. Parasit., vol. 26, p. 32.
1942. BYRD, E. E. et REIBER, R. J. *Strigeids Trematodes of the Alligator, with remarks on the prostate gland and terminal portions of the genital ducts.* J. Parasit., vol. 28, p. 51-73; pl. 1-5.
1943. BYRD, E. E., REIBER, R. J. et PARKER, M. V. *Mammalian trematodes. I. Trematodes from the opossum, Didelphis virginiana Kerr.* J. Tenn. Acad. Sci., vol. 17, p. 130-142; 12 fig.
1947. CABALLERO, E. *Estudios helmintologicos de la cuenca del Rio Papaloapan. I. Descripción de un nuevo genero de Strigeido.* Anales Inst. Biol. Mexico, t. 18, p. 479-487; 4 fig.
1948. — *Estudios helmintológicos de la cuenca del Rio Papaloapan. III. Strigeidos de los lagartos de México.* 2. Anales Esc. nacional cienc. biol. Mexico, vol. 5, p. 217-224; 2 fig.
1938. CABLE, R. M. *Studies on Larval Trematodes from Kentucky with a Summary of Known Related Species.* The Amer. Midl. Nat., vol. 19, p. 440-464; 14 fig.
1932. CHANDLER, A. C. *Notes on the helminth parasites of the Opossum (Didelphis virginiana) in Southeast Texas, with descriptions of four new species.* Proc. U.S. Nat. Mus. Washington, vol. 81 (16), p. 1-15; 5 fig.
1942. — *The morphology and life cycle of a new strigeid, Fibricola texensis, parasitic in Raccoons.* Trans. Amer. micr. Soc., vol. 61, p. 156-167; pl. 1.
1950. — *Mesostephanus longisaccus, a new cyathocotylid trematode from a dog.* Id., vol. 36, 1 p.
1946. CHANDLER, A. C. et RAUSCH, R. *A study of strigeids from Michigan mammals with comments on the classification of mammalian strigeids.* Trans. Amer. micr. Soc., vol. 65, p. 328-337; 4 fig. en 1 pl.
1947. — *A study of strigeids from owls in north central United States.* Id., vol. 66, p. 283-292; pl. 1.
1948. — *A contribution to the study of certain avian strigeids (Trematoda).* J. Parasit., vol. 34, p. 207-210; 5 fig.
- 1942a. CHATTERJI, P. N. *Studies on the six new species of the genus Neodiplostomum Railliet, 1919 (family Diplostomidae Poirier, 1886). Part I. — New species of the subgenus Neodiplostomum Dubois, 1937.* Proc. Nat. Acad. Sci. India, vol. 12, p. 14-22; 3 fig.
- 1942b. — *Id. Part II. — New species of the subgenus Conodiplostomum Dubois, 1937.* Id., vol. 12, p. 23-31; 5 fig.
1940. CHATTERJI, R. C. *Helminths parasites of the snakes of Burma. I. Trematoda.* Phil. J. Sci. Manila, vol. 71, p. 381-401; 5 fig.

- 1940a. CUCKLER, A. C. *The life cycle of Fibricola cratera (Barker and Noll, 1915) Dubois, 1932 (Trematoda: Strigeata)*. J. Parasit., vol. 26 (suppl.), p. 32.
- 1940b. — *Studies on the migration and development of Alaria spp. (Trematoda: Strigeata) in the definitive host*. Id., vol. 26 (suppl.), p. 36.
1938. DUBOIS, G. *Monographie des Strigeida (Trematoda)*. Mém. Soc. neuch. Sci. nat., t. 6, 535 p.; 354 fig.
- 1944a. — *Un nouveau genre de Proterodiplostomidae (Trematoda) et une nouvelle clé de détermination des Diplostomes de Crocodiliens et de Chéloniens*. Rev. suisse Zool., t. 51, p. 356-360; 2 fig.
- 1944b. — *A propos de la spécificité parasitaire des Strigeida*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat., t. 69, p. 5-103; 14 tab., 3 diagr. et 2 fig.
1948. — *Sur trois Diplostomes de Crocodiliens (Trematoda: Strigeida)*. Ann. Parasitol., t. 23, p. 5-13; 4 fig.
1949. DUBOIS, G. et PÉREZ VIGUERAS, I. *Notas rectificativas sobre algunos Estrigeidos de la isla de Cuba*. Univ. de la Habana, año 14, n° 82-87, p. 260-266.
1948. DUBOIS, G. et RAUSCH, R. *Seconde contribution à l'étude des « Strigeides » (« Trematoda ») nord-américains*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat., t. 71, p. 29-61; 21 fig.
- 1950a. — *A contribution to the study of North American Strigeids (Trematoda)*. The Amer. Midl. Nat., vol. 43, p. 1-31; 18 fig.
- 1950b. — *Troisième contribution à l'étude des Strigeides (Trematoda) nord-américains*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat., t. 73, p. 19-50; 16 fig.
- 1922a. FAUST, E. C. *Phases in the Life History of a Holostome, Cyathocotyle Orientalis Nov. Spec.* J. Parasit., vol. 8, p. 78-85; 4 fig.
- 1922b. — *Notes on larval flukes from China*. Parasitology, vol. 14, p. 248-267; pl. 21-22.
1930. — *Larval flukes associated with the cercariae of Clonorchis sinensis in bithynoid snails in China and adjacent territory*. Id., vol. 22, p. 145-155; pl. 24-28.
1938. FAUST, E. C. et TANG, C. C. *Report on a collection of some Chinese Cyathocotylidae (Trematoda, Strigeoidea)*. Livr. Jub. Prof. Travassos, p. 157-168; 2 pl.
1932. GOGATE, B. S. *On a new species of trematode (Prohemistomum serpentum n. sp.) from a snake, with a note on an immature species of Heterochinostomum Odhner from the cat*. Parasitology, vol. 24, p. 318-320; 2 fig.
- 1940a. — *On a new trematode genus Proacetabulorchis and a new species of the genus Procrassiphiala Verma, 1936, from Rangoon*. Rec. Ind. Mus. Calcutta, vol. 42, p. 19-23; 2 fig.
- 1940b. — *On trematodes collected in Pilibhit (North India)*. J. Roy. Asiat. Soc. Beng. Sci., vol. 6, p. 25-29; 1 fig.



1942. HARKEMA, R. *Pharyngostomoides procyonis* n. g., n. sp. (Strigeidae), a trematode from the raccoon in North Carolina and Texas. J. Parasit., vol. 28, p. 117-122; 2 pl.
1942. JOHNSTON, T. H. Trematodes from Australian birds. I. Cormorants and Darters. Trans. Roy. Soc. S. Austr., vol. 66, p. 226-242; 8 fig.
1940. JOHNSTON, T. H. et ANGEL, L. M. Larval trematodes from Australian freshwater molluscs. Part VII. Trans. Roy. Soc. S. Austr., vol. 64, p. 331-339; 15 fig.
1941. ——— Life cycle of the trematode, *Diplostomum murrayense* J. & C. Id., vol. 65, p. 140-144; 10 fig.
1945. JOHNSTON, T. H. et BECKWITH, A. C. Larval trematodes from Australian freshwater molluscs. Part X. Trans. Roy. Soc. S. Austr., vol. 69, p. 229-242; 16 fig.
1923. JOYEUX, Ch. Recherches sur la faune helminthologique africaine. Arch. Inst. Pasteur Tunis, vol. 12, p. 119-167 et 328-338; 17 + 4 fig.
1927. ——— Recherches sur la faune helminthologique algérienne (Cestodes et Trématodes). Arch. Inst. Pasteur Algérie, vol. 5, p. 509-528; 1 fig.
1934. JOYEUX, Ch. et BAER, J. G. Sur un Trématode de Couleuvre. Rev. suisse Zool., t. 41, p. 203-215; 4 fig.
1941. ——— Le cycle évolutif de « *Szidatia Joyeuxi* » (Hughes, 1929), Trématode Strigeida. Arch. Inst. Pasteur Tunis, vol. 30, p. 279-286.
1945. JOYEUX, Ch. et GAUD, J. Recherches helminthologiques marocaines. Arch. Inst. Pasteur Maroc, vol. 3, p. 111-143.
1938. KOMIYA, Y. Die Entwicklung des Exkretionssystems einiger Trematodenlarven aus Alster und Elbe, nebst Bemerkungen über ihren Entwicklungszyklus. Z. Parasitenk., vol. 10, p. 340-385; 34 fig.
1914. KRAUSE, R. Beitrag zur Kenntnis der Hemistominen. Z. wiss. Zool., vol. 112, p. 93-238; fig. A-C<sub>33</sub> et pl. 6.
- 1926a. LA RUE, G. R. Studies on the Trematode family Strigeidae (Holostomidae). No. I. *Pharyngostomum cordatum* (Diesing) Ciurea. Trans. Amer. micr. Soc., vol. 45, p. 1-10; pl. 1-2.
- 1926b. ——— Id. No. II. Taxonomy. Id., p. 11-19.
1927. LA RUE, G. R. et BOSMA, N. J. Studies on the Trematode family Strigeidae (Holostomidae). *Neodiplostomum lucidum* n. sp. J. Parasit., vol. 14, p. 124-125.
1896. LOOSS, A. Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypte. Première partie. Mém. Inst. égypt., t. 3, 252 p.; pl. 1-16.
1931. LUTZ, A. Contribuição ao conhecimento da ontogenia das Strigeidas. I. Ontogenia de *Hemistomum trilobum* (Rudolphi, 1819). Mem. Inst. Osw. Cruz, vol. 25, p. 333-342; pl. 87-88 [trad. allemande: p. 343-353].



1933. LUTZ, A. *Notas sobre Dicranocercarias brasileiras*. Id., vol. 27, p. 349-376; pl. 53 [trad. allemande: p. 377-402].
1935. — *Observações e considerações sobre Cyathocotylineas e Prohemistomineas*. Id., vol. 30, p. 157-168; pl. 1-2 [trad. allemande: p. 169-182].
1935. MATHIAS, P. *Cycle évolutif d'un Trématode Holostomide (Cyathocotyle Gravieri n. sp.)*. C.R. Acad. Sci. Paris, t. 200, p. 1786-1788.
1928. MCCOY, O. R. *Studies on Marine Trematode Life Histories*. Carnegie Inst. Washington, Year Book n° 27, p. 280-284.
1943. MEHRA, H. R. *Studies on the family Cyathocotylidae Poche. Part I. A contribution to our knowledge of the subfamily Cyathocotylinae Mühling: Revision of the genera Holostephanus Szidat and Cyathocotyle Mühling, with descriptions of new species*. Proc. Nat. Acad. Sci. India, vol. 13, p. 134-167; 11 fig.
1947. — *Id. Part 2. A contribution to our knowledge of the subfamily Prohemistominae Lutz, 1935, with a discussion on the classification of the family*. Id., vol. 17, p. 1-52; 6 fig.
1913. ODHNER, T. *Zum natürlichen System der digenen Trematoden. VI*. Zool. Anz., vol. 42, p. 289-318; 13 fig.
1940. OLIVIER, L. *Life history studies on two strigeid Trematodes of the Douglas Lake region, Michigan*. J. Parasit., vol. 26, p. 447-477; pl. 1-3.
1939. PANDE, B. P. *Two new species of Trematodes from Anhinga melanogaster, the Indian Darter or Snake-bird*. Proc. Nat. Acad. Sci. India, vol. 9, p. 22-28; 4 fig.
1947. PENROD, F. W. *Neodiplostomum banghami, a new diplostomatid strigeoidean trematode from an eagle*. Trans. Amer. micr. Soc., vol. 66, p. 144-148; 1 fig.
1940. PÉREZ VIGUERAS, I. *Notas sobre algunas especies nuevas de Trematodes y sobre otras poco conocidas*. Univ. de la Habana, n° 28-29, p. 3-28; 9 fig. et 10 microphot.
1941. — *Schwartzitrema n. n. para Schwartziella Vigueras 1940 (Trematoda, Strigeidae), nec Schwartziella Leroux 1936*. Mem. Soc. Cubana Hist. nat., vol. 15, p. 263.
1944. — *Trematodes de la super-familia Strigeoidea; descripcion de un genero y siete especies nuevas*. Univ. de la Habana, n° 52-53-54, p. 293-314; 16 fig.
1938. PORTER, A. *The larval Trematoda found in certain South African Mollusca with special reference to Schistosomiasis (Bilharziasis)*. The South Afric. Inst. med. Res., vol. 8, 492 p., 83 pl., 1 carte et 1 fig. dans le texte.
1948. READ, C. P. *Strigeids from Texas Mink with notes on the genus Fibricola Dubois*. Trans. Amer. micr. Soc., vol. 67, p. 165-168.

1943. RUIZ, J. M. et LEÃO, A. T. *Notas helmintológicas. 6. Cyathocotyle brasiliensis n. sp. (Trematoda, Cyathocotylidae), parasito de Caiman sclerops (Gray) do Brasil.* Rev. Brasil. Biol., vol. 3, p. 171-198; 4 fig.
1922. SEWELL, R. B. S. *Cercariae indicæ.* Ind. J. Med. Res., vol. 10, suppl., 370 p.; 32 pl.
1946. SWANSON, G. et ERICKSON, A. B. *Alaria taxideæ n. sp., from the badger and other Mustelids.* J. Parasit., vol. 32, p. 17-19; 7 fig.
1929. SZIDAT, L. *Beiträge zur Kenntniss der Gattung Strigea (Abildg.). II. Spezieller Teil: Revision der Gattung Strigea nebst Beschreibung einer Anzahl neuer Gattungen und Arten.* Z. Parasitenk., vol. 1, p. 688-764; 35 fig.
1936. — *Parasiten aus Seeschwalben. I.* Id., vol. 8, p. 285-316; 20 fig.
- 1941a. TANG, C. C. *Contribution to the knowledge of the helminth fauna of Fukien. Part I. Avian, Reptilian and Mammalian Trematodes.* Peking Nat. Hist. Bull., vol. 15, p. 301-316; pl. 1-4.
- 1941b. — *Morphology and life history of Prosostephanus industrius (Tubangui 1922) Lutz 1935 (Trematoda: Cyathocotylidae).* Id., vol. 16, p. 29-43; pl. 1-4.
1928. TUBANGUI, M. A. *Larval Trematodes from Philippine snails.* The Philip. J. Sci., vol. 36, p. 37-54; pl. 1-5.
1941. TUBANGUI, M. A. et MASILUNGAN, V. A. *Trematode parasites of Philippine vertebrates. IX. Flukes from the domestic fowl and other birds.* The Philip. J. Sci., vol. 75, p. 131-142; 3 pl.
1936. VERMA, S. C. *Notes on Trematode parasites of Indian birds. Part I.* Allahabad Univ. Stud., vol. 12, p. 147-188.
1937. VIDYARTHI, R. D. *New Strigeids (Trematoda) from Indian birds.* Proc. Nat. Acad. Sci. India, vol. 7, p. 193-201; 4 fig.
1948. — *Some new members of the family Cyathocotylidae Poche, 1925, from Indian birds.* Indian J. Helminth., vol. 1, p. 23-40; 7 fig.
1939. WALLACE, F. G. *The life cycle of Pharyngostomum cordatum (Diesing) Ciurea (Trematoda: Alariidae).* Trans. Amer. micr. Soc., vol. 58, p. 49-61; pl. 1-2.
1934. WESENBERG-LUND, C. *Contributions to the development of the Trematoda Digenea. Part II. The biology of the freshwater Cercariae in Danish freshwaters.* Mem. Acad. Roy. Sci. Lett. Danemark, 9<sup>e</sup> sér., t. 5, 223 p.; 35 + 4 pl.
1935. WEST, R. M. *The cercaria of Neodiplostomum lucidum La Rue and Bosma.* Trans. Amer. micr. Soc., vol. 54, p. 15-18; pl. 3.
1933. YAMAGUTI, S. *Studies on the helminth fauna of Japan. Part I. Trematodes of Birds, Reptiles and Mammals.* Japan J. Zool., vol. 5, p. 1-134; 57 fig.
1934. — *Id. Part 3. Avian Trematodes, II.* Id., vol. 5, p. 543-583, 16 fig.

1935. YAMAGUTI, S. *Id. Part 5. Trematodes of Birds, III.* Id., vol. 6, p. 159-182; 17 fig.
1936. — *Id. Part 14. Amphibian Trematodes.* Id., vol. 6, p. 551-576; 26 fig.
1939. — *Id. Part 25. Trematodes of Birds, IV.* Id., vol. 8, p. 129-210; 65 fig.
1940. — *Zur Entwicklungsgeschichte von Cyathocotyle orientalis Faust, 1921.* Z. Parasitenk., vol. 12, p. 78-83; 6 fig.
1947. ZERECERO, M. C. *Posicion sistematica de Diplostomum brevis y D. cinosterni MacCallum, 1921, y descripcion de un nuevo Trematodo parasito de Chelydra serpentina (L.).* Anales Inst. Biol. Mexico, vol. 18, p. 507-516; 3 fig.
-





## Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève

Mollusques vivants, II.<sup>1</sup>

par

**G. Mermod**

Conservateur de Malacologie.

Avec 43 figures dans le texte.

**Helix bidentalis** Lk., p. 79, n° 52; Ile de Ténériffe (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 9 l.  $\frac{1}{2}$  (= 21  $\frac{1}{4}$  mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex. (**fig. 51**), n° 1: Diam. 24, diam. 19, alt. 15, apert. Diam 14  $\frac{1}{2}$ , apert. diam. 11 mm.; n° 2: Diam. 22  $\frac{1}{2}$ , diam. 19, alt. 16, apert. Diam. 14, apert. diam. 11 mm.; n° 3: Diam. 23, diam. 19, alt. 17, apert. Diam. 13  $\frac{1}{2}$ , apert. diam. 11 mm., 5 tours de spire. Coquille trochoïde, à tours peu convexes en dessus, fortement bombée en dessous, à suture linéaire. Tours embryonnaires finement ponctués, les suivants montrent une ornementation formée de trois éléments: des costules d'accroissement, un réseau spiral très fin (environ 15 lignes spirales dans 1 mm), enfin une malléation peu visible sur les premiers tours postembryonnaires, mais très marquée et régulière, à mailles polygonales sur les suivants. Ce martelage s'atténue dans la région périombilicale. La coquille, d'un brun très chaud, montre quatre bandes plus foncées, parfois difficiles à suivre, trois au-dessus de la périphérie dont la dernière circonscrit exactement une carène obsolète au début du dernier tour. Une quatrième bande brune, étroite, est placée au-dessous de la carène. Vers l'ouverture le tour tombe brusquement, montrant une faible gibbosité suivie d'une gouttière sur laquelle le péristome se

<sup>1</sup> Pour la première partie, voir *Rev. suisse Zool.*, 1950, vol. 57, pp. 687-756.

réfléchit faiblement. Celui-ci porte vers sa commissure une forte dent triangulaire orientée dans le sens du bord; plus bas, vers la périphérie, une seconde dent péristomale moins forte. Le bord columellaire montre un biseau interne blanc légèrement denté sur son tranchant. L'ombilic est complètement recouvert d'un callus rejoignant la dent de la commissure. La bouche se trouve en quelque

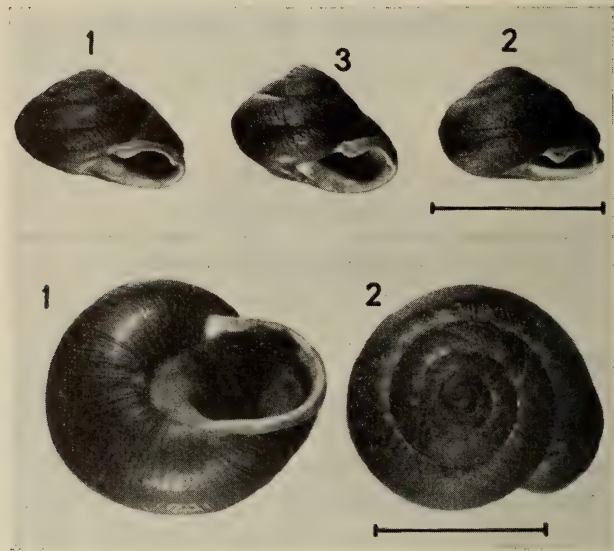


FIG. 51

sorte trilobée. La columelle et le callus sont très finement granuleux. Sur deux des individus, la suture est accompagnée de taches plus claires, en zigzag, interrompues à intervalles égaux. Si un des individus de Lk. a été figuré par CHENU, *Ill.*, pl. 10, fig. 4, ce ne peut être que notre n° 2, mais le labre est coloré en rouge alors qu'il est blanc bleuâtre sur notre ex. Les auteurs ont adopté pour l'espèce le nom de *H. malleata* qui lui fut donné postérieurement par FER. PILSBRY, vol. 4, p. 168 et vol. 9, p. 327, la cite sous le nom de *Helix (Hemicycla) malleata* (Fer.) (= *bizonalis* Lk).

**Helix diaphana** Lk., p. 85, n° 73; Ténériffe (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 6 l.  $\frac{1}{2}$  (= 13,5 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. Le type de cet *Helix (Plagioptycha) diaphana* (Lk.), figuré proba-

blement par CHENU, *Ill.*, pl. 8<sup>1</sup>, fig. 14, n'existe pas à Genève; sa disparition semble antérieure au transfert de la coll. Lk. à Genève en 1868. La provenance de Ténériffe, donnée par Lk. et répétée par DESH. in FER., vol. 1, p. 222, ne s'accorde pas avec les données de REEVE, *Conch. Helix*, n° 1312; de PFEIFFER, *Nomenclat. Helic.*, p. 167; PILSBRY, vol. 5, p. 22, qui indiquent Porto-Rico comme localité.

**Helix velutina** Lk., p. 86, n° 75; Porto-Rico (MAUGÉ); mon cabinet; diam. env. 6 l. (= 13,5 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. (fig. 52, 1-2), n° 1: Diam. 13, diam. 11,5, alt. 9, apert. Diam. 7, apert. diam. 6 mm.; n° 2: Diam. 12 $\frac{3}{4}$ , diam. 11, alt. 7 $\frac{1}{4}$ , apert. Diam. 7, apert. diam. 5 $\frac{1}{2}$  mm. Spire de 5 $\frac{1}{2}$  tours, très déprimée; les tours sont étroits, serrés, à croissance très régulière. Ce qui frappe dans cette coquille c'est la hauteur du dernier tour dont le bord externe descend presque verticalement. Le dessus est convexe et le dessous aplati autour de l'ombilic. Ouverture brièvement ovale, fortement échancrée par l'avant-dernier tour; bord du péristome droit, tranchant. La columelle découvre partiellement un ombilic réduit à une perforation d'environ  $\frac{1}{2}$  mm. de diam. Le callus pariétal, très mince, dessine une courbe d'abord convexe, puis faiblement concave vers la commissure; dernier tour non tombant. L'ex. n° 2, de couleur cornée claire, a conservé son épiderme d'un blanc sale. La suture est simple, bien marquée. Tours embryonnaires lisses ou imperceptiblement ponctués. Le reste de la coquille est couvert de fines costules d'accroissement sur lesquelles l'épiderme s'exfolie légèrement. Ces costules se croisent ou s'anastomosent sous un angle très aigu, produisant une succession de losanges très allongés et denses. C'est cette curieuse structure qui donne à la coquille son aspect velouté. CHENU, *Ill.*, a figuré, sous le même nom, à la pl. 6, fig. 1, et à la pl. 12, fig. 2, deux groupes de



FIG. 52

<sup>1</sup> CHENU a publié 2 pl. 8.



figures qui représentent deux coquilles différentes. Ce sont les pl. 12, fig. 2 de CHENU, et pl. 26, fig. 2, de DELESSERT qui reproduisent très exactement la forme de l'individu épidermé de LK. En examinant de près ces figures, on s'aperçoit qu'elles sont revêtues de poils, ce n'est pas exact; seule la présence de légères excoriations épidermiques à la surface des costules a pu donner l'impression de pubescence. TRYON, II, vol. 3, p. 100, insiste sur le fait que l'épiderme est sublamelleux et la coquille « velvety but not pilose », malheureusement ses figs. 30-32 de la pl. 22 ne donnent qu'une idée approximative de la coquille; la fig. 31 montre une ouverture à grand diamètre oblique plutôt que franchement horizontal, grâce à l'aplatissement de la base. La fig. 30 porte une sorte de bande brune suturale et périphérique absente sur les ex. de LK. PILSBRY, II, vol. 9, p. 58, cite l'espèce sous le nom de *Thysanophora velutina* (Lk.), tandis que BAKER, pour des raisons d'anatomie, introduit l'espèce dans la sous-famille des *Aquaebaninae* (*Nautilus*, 1940, p. 59) sous le nom d'*Aquebana velutina* (Lk.); VAN DER SCHALIE (*Miscell. Univ. Michigan*, 1948, n° 70, p. 72) donne la coquille comme assez répandue sur la côte nord de Porto-Rico. Le nom de *H. tortula* Fer., auquel renvoie LK. lui-même (FER., *Tabl. system.*, p. 41, n° 227) est resté à l'état de citation.

***Helix punctifera*** Lk., p. 87, n° 80; Porto-Rico (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 1 p. (= 27 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. (**fig. 53, 1-2**), n° 1: Diam. 32, diam. 25½, alt. 18½, apert. Diam. 17, apert. diam. 16 mm.; n° 2: Diam. 28, diam. 23, alt. 19, apert. Diam. 15, apert. diam. 15 mm. Spire de 4½ tours, relativement élevée, subtrochoïde chez le n° 2 et beaucoup plus aplatie dans le n° 1. Croissance régulière, rapide, le dernier tour se contracte fortement vers son quart final pour se dilater près de l'ouverture, ce qui donne à la coquille un aspect proboscidiiforme. Le dernier tour, brusquement tombant, forme vers l'endroit où il quitte la périphérie une gibbosité suivie d'une gouttière en arrière du péristome; il est nettement anguleux sur son pourtour sauf sur le dernier quart. Péristome blanc, largement réfléchi à angle droit en haut et à droite; en bas le bord columellaire forme un large biseau faiblement concave, à arête intérieure munie de deux dents. La columelle se réfléchit sur l'ombilic qu'il obstrue complètement. Le callus de jonction n'est perceptible que par sa surface lisse ou



microscopiquement granuleuse. L'ornementation se compose, sur les tours embryonnaires, d'un très fin granulé orienté dans le sens des lignes d'accroissement. Cette ornementation se continue sur tous les tours, devenant toujours plus visible; sur le dernier on retrouve l'apparence que donne la peau granuleuse de certains lézards. Le sommet des granulations est blanc jaunâtre, leurs intervalles sensiblement plus foncés. La moitié inférieure du dernier tour est claire, les premiers sont d'un brun livide, avec, par-ci par-là, une zone d'accroissement plus foncée. Un des ex. de Lk., le n° 1, a probablement servi de modèle à CHENU (*Ill.*, pl. 6, fig. 8), la forme est exacte mais l'ornementation du dernier tour n'est pas ressemblante; quant à la position de profil, elle ne donne aucune idée de la contraction du dernier tour. Lk. avait déjà établi la synonymie de son espèce avec *Helix lima* Fer. (*Hist.*, vol. 1, p. 210, pl. 46, figs. 1-2) qui donne comme habitat Ténériffe dans les Canaries. Les auteurs modernes, PILSBRY, VAN DER SCHALIE (*Miscell. Michigan*, 1948, n° 70, p. 78) ne parlent pas de Ténériffe mais confirment l'habitat dans l'île de Porto-Rico, Vièque et Curaçao. C'est le *Pleurodonte (Thelidomus) lima* Fer. (PILSBRY, II, vol. V, p. 58 et vol. IX, p. 97).



FIG. 53

**Helix plicatula** Lk., p. 87, n° 81; Ténériffe (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 11 l. (=  $24\frac{1}{2}$  mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex., n° 1 (**fig. 54, n° 1**): Diam. 24, diam. 19, alt.  $14\frac{1}{2}$ , apert. Diam. 14, apert. diam 13 mm.;  $4\frac{1}{2}$  tours de spire. N° 2 (**fig. 54, n° 2**): Diam.  $24\frac{1}{2}$ , diam.  $18\frac{1}{2}$ , alt.  $13\frac{1}{2}$ , apert. Diam.  $13\frac{1}{2}$ , apert. diam. 14 mm.;  $4\frac{1}{2}$  tours de spire. Coquille trochoïde presque lenticulaire, à spire très déprimée, tours convexes, séparés par une suture fortement marquée; croissance lente, régulière; dernier tour subanguleux surtout à son début, faiblement contracté dans le n° 1, tombant assez brusquement en arrière de l'ouverture et muni d'une gouttière

en arrière du péristome. Ce dernier, tranchant, est largement réfléchi, d'un blanc bleuâtre. Le n° 2 est muni d'un péristome en pavillon fortement développé de  $3\frac{1}{2}$  mm. de large. Le bord inférieur montre intérieurement une dent obsolète. Il n'y a pas d'ombilic, le callus pariétal, très mince, dessine une courbe convexe



FIG. 54

périombilicale, puis concave au moment de rejoindre la commissure. Les bords sont rapprochés de 5 mm. environ. La forme de l'ouverture est presque circulaire, surtout dans le n° 2, l'avant-dernier tour n'échançant que faiblement l'ouverture. La couleur générale est d'un brun violet mat, presque grenat foncé sur les tours embryonnaires, mais éclaircie en dessous. L'ornementation est très caractéristique, les premiers tours sont lisses ou finement ponctués, les autres sont ornés de côtes radiales sublamelleuses régulièrement espacées et à intervalles finement granuleux; par-ci par-là quelques plis spiraux. Sur le dernier tour, les côtes sont au nombre de 40 environ, elles peuvent être flexueuses ou bifurquées en passant sur la carène, leur sommet est ordinairement plus clair, se détachant en blanc sur le fond sombre. De ces deux élégantes coquilles, CHENU (*Ill.*, pl. 6, fig. 9) a figuré notre n° 2 avec son très large péristome. Une autre figure, celle de l'*Encyclopédie*, pl. 462, fig. 3, est trop approximative et trop grande pour

que l'on puisse affirmer qu'il s'agit d'un des ex. de Lk. En comparant toutes les figures que j'ai pu examiner, seule celle de CHENU donne une idée exacte. Le nom de *plicatula* donné par Lk. pour désigner l'espèce avait déjà reçu de lui précédemment (*Encyclopédie*) le nom de *H. plicaria*. C'est donc ce dernier qui doit être adopté, dans le sous-genre *Hemicycla*. C'est une espèce des Canaries, cependant FER. cite également Porto-Rico et Saint-Thomas (Antilles). PILSBRY, II, vol. 4, p. 151, ne parle pas de ces deux dernières provenances. Une intéressante discussion au sujet de la synonymie de *H. plicaria* Lk. avec le *Pouchet* d'ADANSON a paru dans *J. Conch.*, 1942, p. 135. En comparant les ex. de Lk. avec les figs. 9 et 10

(pl. 1) de ce travail, d'une part, et les figures de FER., *Hist.*, pl. 42, fig. 3, d'autre part, je ne puis que confirmer la synonymie du *Pouchet* d'ADANSON avec *H. plicaria* Lk., mais non pas avec *H. pouchet*. FER., Voir *J. Conch.* loc. cit. p. 136.

**Helix planorbella** Lk., p. 88, n° 82; Porto-Rico (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 8 l. (= 18 mm.; mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève (fig. 55), 1 ex: Diam. 19, diam. 15, alt. 10, apert. Diam. 14, apert. diam. 9 mm.; 4½ tours. Coquille très déprimée, à dernier tour faiblement contracté vers son quart ultime; se dilatant à nouveau pour devenir tombante en arrière du péristome; celui-ci est blanc violacé, mince, tranchant, largement réfléchi en dehors. Le bord columellaire se replie sur l'ombilic qu'il masque en partie. Ombilic d'environ 2 mm. de diam., à bords verticaux, ne laissant voir que difficilement les tours. Callus pariétal imperceptible. Ouverture régulièrement ovale horizontalement, peu échancrée par l'avant-dernier tour. La coquille est revêtue d'un épiderme brun corné, plus clair en dessous. Périphérie anguleuse, marquée par une bande claire, bordée de part et d'autre par une fascie brune, passant facilement inaperçue. Dès les premiers tours embryonnaires il existe un double système d'ornementation radial et spiral, produisant au début de minuscules granulations radiales. Sur les autres tours se voient des costules lamelleuses, assez hautes, séparées par de larges sillons striés radialement. Le sommet des costules est très finement découpé par des lignes spirales interrompues entre chaque côte. Cette ornementation s'atténue dans la région ombilicale. L'espèce est figurée par CHENU, *Ill.*, pl. 6, fig. 10. Lk. en possédait 2 ex., nous n'en avons retrouvé qu'un seul; c'est

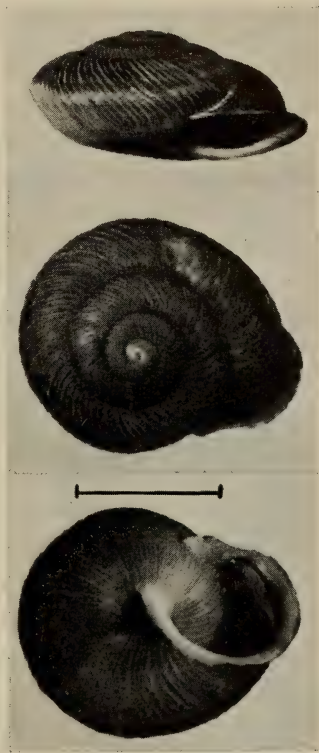


FIG. 55



probablement l'ex. manquant qui a servi de modèle à la figure; le nôtre est légèrement plus petit, en outre les bandes sont beaucoup plus marquées et l'ombilic plus ouvert. Lk. renvoie à la pl. 462, fig. 5 *a-b*, de l'*Encyclopédie*, mais elle est si mauvaise qu'elle ne ressemble en rien à notre coquille. La figure de FER., *Hist.*, pl. 67, fig. 8, est morphologiquement très exacte. De nombreuses autres figures ont été publiées par PFEIFFER, *Novit. Conch.*, pl. 71, et reproduites partiellement par PILSBRY, vol. 4, p. 180, pl. 61, figs. 5-6 et 7-10. MOUSSON et MABILLE diffèrent d'opinions au sujet de l'identification du véritable *planorbella* de Lk. Cette discussion, résumée par PILSBRY, peut être tranchée avec certitude: le type existant de *planorbella* Lk. est muni de costules incisées, c'est donc celui que MOUSSON a appelé var. *incisogranulata*. L'espèce, classée par PILSBRY comme *Helix (Hemicycla) planorbella* (Lk.), vivrait à Porto-Rico d'après Lk., elle serait de Ténériffe et de Goméra (Canaries) d'après PILSBRY. Déjà à plusieurs reprises les localités

de Ténériffe et de Porto-Rico citées par Lk., d'après MAUGÉ, semblent avoir été interverties; on peut se demander si ce collectionneur n'a pas à plusieurs reprises mélangé ses provenances.



FIG. 56

***Helix scabra*** Lk., p. 88, n° 83; Amér. septentr. (BEAUVOIR); mon cabinet; diam.  $6\frac{1}{2}$  l. (=  $14\frac{1}{2}$  mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 56**), Diam.  $14\frac{3}{4}$ , diam.  $13\frac{1}{2}$ , alt. 9, apert. Diam.  $6\frac{1}{2}$ , apert. diam.  $6\frac{1}{2}$  mm.;  $5\frac{1}{2}$  tours. Coquille très déprimée, tours convexes, séparés très distinctement par la suture, croissance lente et régulière. Ouverture non tombante, presque circulaire, faiblement échancrée par l'avant-dernier tour. Péristome mince, tranchant; columelle non réfléchie, laissant complètement à découvert un large ombilic conique, montrant les tours de spire. Dernier tour subanguleux, surtout à son début, très convexe autour de l'ombilic. Coquille d'un blanc



jaunâtre, presque entièrement décolorée sur une des moitiés, présentant une série de mouchetures brun rouille sur et au-dessous de la périphérie. Ornementation composée de fortes costules radiales blanches, étroites, également développées en dessus et en dessous de la coquille, distantes d'environ 1 mm. Ces costules sont un peu rétrocurrentes vers la périphérie puis antécurrentes près de l'ombilic. Au-dessous existent quelques costules bifurquées. Les intervalles sont occupés par un réseau compliqué, très fin et plutôt longitudinal avec anastomoses, d'apparence aréolé. Le premier tour est finement granuleux, avec éléments arrangés sur un système de lignes croisées anté. et rétrocurrentes. PILSBRY (*Land Moll. of N. America*, vol. 2, part. 2, p. 569 et suivantes) en énumère de nombreuses variétés (p. 571); pour lui, *H. scabra* Lk. représente le vrai *Helix alternata* Say, nom auquel renvoie Lk. lui-même. Vu l'ornementation très forte en dessus et en dessous du dernier tour, l'ex. lamarckien se rapprocherait plutôt de l'*Anguispira alternata* (Say) *var. smithi* Walker ou peut-être de *mordax* Shuttlew., avec le tour ultime plus arrondi et la taille plus petite. Parmi les exemplaires de notre collection, généralement de taille moindre, l'*H. scabra* de Lk. est le plus fortement costulé, rappelant même *H. plicaria* Lk. CHENU, *Ill.*, pl. 6, fig. 11 *a, b* a représenté *H. scabra*, il est peu probable qu'il s'agisse de l'ex. lamarckien, plus petit et dépourvu de péristome développé.

***Helix planorbula*** Lk., p. 89, n° 86; Etats-Unis; mon cabinet; diam. 5 l.  $\frac{1}{2}$  (=  $12\frac{1}{4}$  mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 57**), Diam.  $7\frac{1}{2}$ , diam. 7, alt. 2 mm. environ. Cette dimension si différente de celle donnée par Lk. montre qu'il ne s'agit pas du vrai type; du reste l'état de l'ex. est si défectueux qu'il ne peut être décrit complètement, le dessus des tours manque, ainsi que les tours embryonnaires. Cet ex. est cependant bien celui figuré par CHENU, *Ill.*, pl. 12, fig. 3, et peut-être pl. 6, fig. 14 *c*, de même que par DELESSERT, pl. 26, fig. 3, *b, c, d*, tout au moins. Le dernier tour est nettement anguleux à sa partie supérieure, mais sans carène aigue (comme le montre la fig. de CHENU, *Ill.*, pl. 6, fig. 14 *a-b*). Les costules radiales passent sans renforcement sur la périphérie, elles s'atténuent en dessous. L'ouverture est réniforme, munie en arrière du péristome d'une gouttière. Le labre est blanc jaunâtre, étroit, réfléchi en dehors. La portion columellaire est jointe à la

commissure supérieure par un callus pariétal très développé, relevé en lèvre détachée. A l'intérieur existe une forte dent pyramidale non prolongée en lame spirale. D'après les indications données par PILSBRY (*Land. Moll. of N. America*, 1940, vol. 1, pp. 582 et 589)



FIG. 57

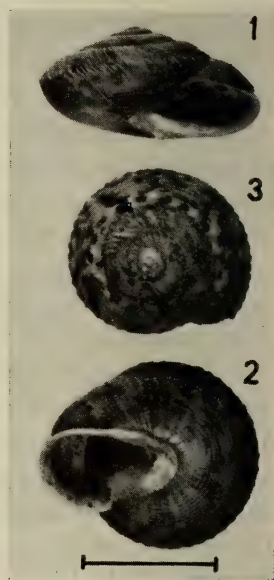


FIG. 58

il semble bien que *H. planorbula* Lk. est le *Polygyra septemvolva* Say plutôt que *P. cereolus* Mühlfelt var. Ceci pour autant que l'ex. que nous avons entre les mains soit semblable à celui que Lk. possédait.

***Helix macularia*** Lk., p. 89, n° 87; Porto-Rico (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 7 l. (=  $15\frac{3}{4}$  mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex. (fig. 58, 1-3), n° 1: Diam. 17, diam.  $14\frac{1}{2}$ , alt. 9, apert. Diam.  $7\frac{1}{2}$  mm.,  $4\frac{1}{2}$  tours; n° 2: Diam.  $16\frac{1}{2}$ , diam.  $14\frac{1}{2}$ , alt. 8, apert. Diam. 8, apert. diam.  $7\frac{1}{2}$  mm.; n° 3: Diam.  $14\frac{1}{2}$ ; diam.  $13\frac{1}{2}$ , alt.  $8\frac{1}{2}$ , apert. Diam.  $6\frac{3}{4}$ , apert. diam.  $7\frac{1}{2}$  mm., 4 tours. Coquille lenticulaire, très déprimée, tours peu bombés, suture marquée, crénelée; dernier tour contracté, bosselé, d'abord concave

puis gibbeux, tombant brusquement à l'ouverture avec une faible constriction en gouttière, en arrière du péristome. Celui-ci est réfléchi, à bord tranchant, étroit, replié sur lui-même, taillé en biseau. L'ombilic est complètement obturé par le repli columellaire; le callus pariétal est imperceptible. Les tours sont distinctement crénelés et anguleux sur la périphérie, fortement renflés en dessous. Les tours embryonnaires sont d'un gris verdâtre, lisses, les suivants, ornés par l'entrecroisement d'un système radial à costules peu marquées, forment surtout sur la périphérie, des sortes de lamelles en dents de scie obtuses. Un système spiral découpe les costules en granulations régulières. La couleur est cornée ou jaune, avec des taches flammées ou des mouchetures couleur rouille. CHENU, pl. 6, fig. 15, donne trois figures très ressemblantes mais sensiblement plus grosses que nos ex. L'ex. n° 3, le plus jeune, dépourvu de péristome, montre une perforation ombilicale d'environ 1 mm. de diamètre. Lk. a lui-même renvoyé à *H. squamosa* Fer. (*Hist. Moll.*, pl. 41, fig. 3); il n'y a guère de doute que sa synonymie soit exacte. L'espèce est énumérée par PILSBRY (vol. 9, p. 180) comme *Cepolis* (*Jeanerettia*) *squamosa* (Fer.).

**Helix rugosa** Lk., p. 90, n° 91; entre Ancône et Sinigaglia, Italie (MÉNARD); mon cabinet; diam. 5 l. (=  $11\frac{1}{4}$  mm.); mss. 6 ex. — Coll. Lk. Genève, 6 ex., dont les deux plus grands ont les dimensions suivantes: n° 1 (fig. 59, 1): Diam.  $14\frac{1}{2}$ , diam. 12, alt. 7, apert. Diam  $6\frac{1}{2}$ , apert. diam 6 mm.; n° 2 (fig. 59, n° 2): Diam. 15, diam.  $12\frac{1}{2}$ , alt. 8, apert. Diam.  $7\frac{1}{2}$ , apert. diam.  $6\frac{1}{2}$  mm.;  $4\frac{1}{2}$  tours. Coquille très aplatie en dessus, presque planorbique; fortement bombée en dessous, à tours subcylindriques, munis à la périphérie d'une carène en bourrelet, crénelée par les costules radiales. Ouverture non tombante, subcirculaire; péristome rouge, droit, tranchant, muni intérieurement, sur tout son pourtour, d'un bourrelet. Ouverture oblique, le bord columellaire et la commissure sont rapprochés. Callus pariétal presque imperceptible. Ombilic largement ouvert,

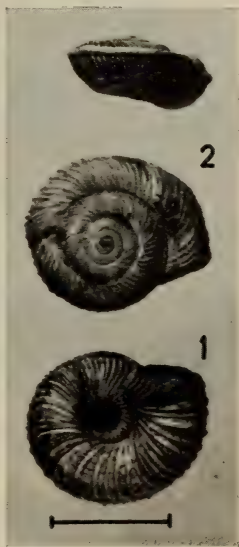


FIG. 59



découvrant la spire. La coquille est d'un gris cendré irrégulier, les costules d'ornementation sont plus claires, d'un blanc crétaé. Tours embryonnaires lisses, roses ou bruns foncés. Les autres sont recouverts de fortes costules radiales sublamelleuses antécurrentes, « crénelant » la carène à son sommet. Lk. renvoyait pour la synonymie de son espèce à *H. groyana* Fer. (*Tabl. syst.*, p. 44, n° 276). Cette synonymie s'est enrichie de la façon suivante, selon PILSBRY (vol. 9, p. 259): *Helicella (Jacosta) corrugata* (Gmel.) = *rugosa* Lk. (non Chemn.) = *groyana* Fer. = *gargottae* Phil. L'espèce a été figurée par DELESSERT, pl. 26, fig. 4, et CHENU, *Ill.*, pl. 7, fig. 4, d'une façon très exacte.

***Helix personata*** Lk., p. 92, n° 99; Alsace et Franche-Comté; mon cabinet; diam 4 l. (= 9 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex.

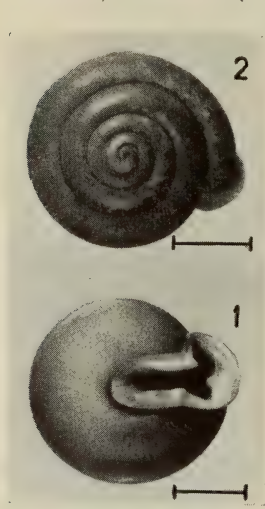


FIG. 60

(fig. 60), n° 1: Diam. 8, diam.  $7\frac{1}{2}$ , alt.  $5\frac{1}{2}$ , apert. Diam. 5; apert. diam.  $4\frac{3}{4}$  mm.; n° 2 (détérioré): Diam.  $9\frac{1}{2}$ , diam.  $8\frac{1}{4}$ , alt. 5, apert. Diam.  $5\frac{1}{2}$ , apert. diam.  $4\frac{1}{2}$  mm.; 5 tours de spire très peu saillants, nettement convexes et séparés par une suture bien marquée. Dernier tour haut, son diam. maximal est situé au-dessus du milieu du tour; base aplatie, partie terminale légèrement tombante. Ouverture à péristome très développé, tranchant, réfléchi sur une étroite constriction externe et muni intérieurement d'un bourrelet. Celui-ci porte une dent triangulaire sur le bord droit vertical; une autre dent sur le bord inférieur horizontal. Ce bord est largement réfléchi, ménageant un ombilic en fente

allongée. Le callus pariétal est faible, il porte intérieurement une forte dent lamelleuse, haute, allongée, faisant avec les deux autres dents du péristome, une ouverture étroite, trilobée. L'ornementation se compose de nombreuses stries d'accroissement obsolètes, en outre la surface est irrégulièrement bosselée par de petites cicatrices disposées en quinconce.

Les deux ex. de Lk. sont glabres grâce au fait que leur épiderme est partiellement usé. Les individus frais sont recouverts de



longs poils roux, clairsemés, facilement caducs, implantés sur les cicatricules mentionnées plus haut. La couleur est cornée, plus claire en dessous; celle des individus frais est d'un brun foncé. Le labre est brun rougeâtre, surtout sur sa partie externe. L'espèce est exactement figurée par CHENU, *Ill.*, pl. 7, fig. 12. THIELE (1931, p. 715) adopte le nom de *Isognomostoma isognomostoma* (Gmel.). Son aire de répartition s'étend sur une partie de l'Europe centrale, surtout au nord des Alpes.

**Helix apicina** Lk., p. 93, n° 102; environs de Brives (M. LATREILLE); mon cabinet; diam.  $3\frac{1}{2}$  l. (= 8 mm.); mss. 13 ex. — Coll. Lk. Genève, 6 ex. (fig. 61) dont les diamètres varient entre 6 et 8 mm. Voici les dimensions de 2 ex. n° 1: Diam.  $7\frac{1}{2}$ , diam. 6, alt.  $4\frac{3}{4}$ , apert. Diam.  $3\frac{1}{4}$ , apert. diam.  $3\frac{1}{2}$ , ombilic diam. 1 mm., distance de l'ombilic au sommet 3 mm.; n° 2: Diam.  $7\frac{1}{4}$ , diam. 6, alt.  $4\frac{3}{4}$ , apert. Diam.  $3\frac{1}{2}$ , apert. diam.  $3\frac{1}{2}$ , distance de l'ombilic au sommet 3, ombil. diam. 1 mm.;  $4\frac{1}{2}$  tours environ. Spire très déprimée, mais non planorbique, à tours bien renflés, séparés par une suture profonde. Le dernier est très convexe en dessous, légèrement aplati autour de l'ombilic; ouverture presque verticale et sub-circulaire; légèrement anguleuse extérieurement dans un des ex. Labre mince, droit ou faiblement réfléchi, avec un bourrelet intérieur chez les individus adultes. L'ombilic montre des bords très abrupts. Le callus pariétal est imperceptible; l'ornementation se compose de stries d'accroissement serrées, irrégulières, blanches, donnant à la coquille une apparence mate, grossièrement soyeuse. Les tours embryonnaires sont d'un brun violet, lisses ou faiblement

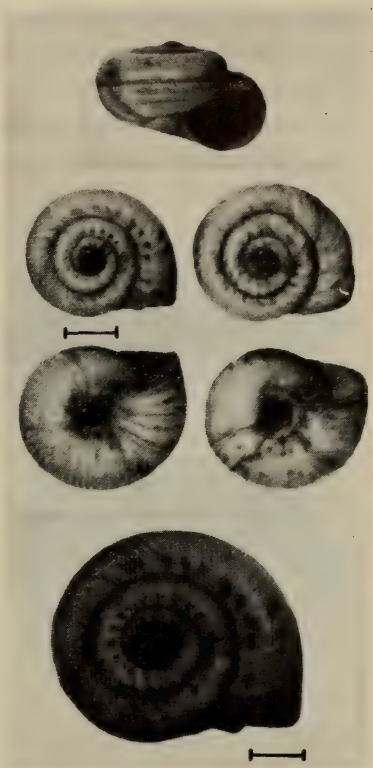


FIG. 61

striés. (WESTERLUND les dit irrégulièrement poilus à l'état frais ?) La coloration est blanche ou grise; sur les tours postembryonnaires on voit en dessous de la suture une rangée de petites taches flammées, de couleur cornée grise. Un des ex. montre sur le début du dernier tour une bande périphérique subtransparente, accompagnée en dessous de 3 autres bandes parallèles. Cette espèce, *Helicella* (*Candidula*) *apicina* (Lk.) fait partie d'un groupe qu'il est difficile d'identifier avec certitude, en l'absence de données anatomiques. CHENU, *Ill.*, pl. 5 bis, fig. 3, a représenté comme *apicina* Lk. une coquille d'une autre espèce, car ni l'apparence, ni le labre nettement

caréné, ni l'ornementation ne ressemblent à nos ex. La fig. de DELESSERT, pl. 26, fig. 6, est beaucoup plus exacte, elle exagère cependant la régularité des taches infrasuturales. La meilleure figure que je connaisse est celle de BOURGUIGNAT, *Malac. Algérie*, I, 1864, p. 198, pl. 20, fig. 18. L'aire de répartition comprend le sud de l'Europe et le nord-ouest de l'Afrique.

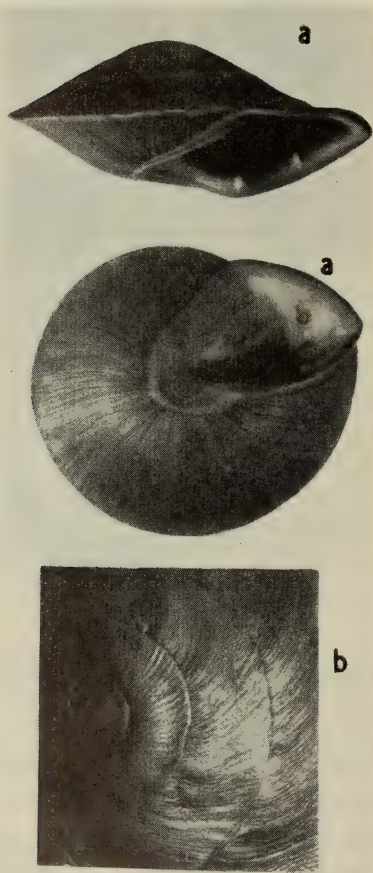


FIG. 62

**Carocolla acutissima** Lk., p. 95, n° 1; Jamaïque (FERUSSAC); mon cabinet; diam. 2 p. 1 l. (= 58 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 62, a-b**), Diam. 57, diam.  $48\frac{1}{2}$ , alt. 24, apert. Diam.  $28\frac{1}{2}$  (sans le callus ombilical) et  $37\frac{1}{2}$  avec le callus, apert. diam. 26 mm. Les caractères qui semblent séparer *Carocolla acutissima* Lk. de *H. heteroclites* Lk., *An. s. vert.*, p. 74, n° 34 (voir Types Lk., part. I, p. 742) sont les suivants: la présence sur la périphérie du dernier tour d'une carène presque tranchante à profil

concave, très développée, donnant à la coquille l'apparence de deux cônes très surbaissés, accolés par leur base. L'ornementation des tours embryonnaires est tout à fait semblable à celle de *H. heteroclites* avec ses costules bifurquées. Celle des autres tours montre également des granulations arrangées en quinconce, à la façon des plaques épidermiques de la peau des lézards. La gouttière située en arrière et en dessous du péristome ne montre par contre pas trace des deux fossettes si visibles chez *heteroclites*, et pourtant les deux dents péristomiennes inférieures sont bien développées. La couleur de la coquille est très uniformément d'un olivâtre clair, avec quelques régions violacées en dessus. Le péristome est brun clair sur le bord. La callosité ombilicale est brillante, violacée, porcelanée ainsi que l'intérieur de la coquille. FERUSSAC, *Hist.*, vol. 1, p. 381, pl. 57, fig. 3, sous le nom de *H. lamarckii*, a figuré une coquille très voisine de celle de Lk. sauf pour la couleur. Il la considère comme une variété de *H. acuta* Lk. Dans l'*Encyclopédie méthodique*, pl. 462, fig. 1 *a-b*, l'ex. figuré sous le nom de *acuta* Lk. est, par ses dimensions et son galbe, exactement semblable à l'ex. de la coll. Lk.; par contre, le genre d'ornementation, beaucoup trop grossier, est fort mal rendu. D'après PILSBRY, vol. 9, p. 89, l'ex. lamarckien doit prendre le nom de *Pleurodonte acuta* Lk. *var. acuta* Lk. L'habitat donné par Lk., la Jamaïque, est exact.

**Carocolla albilabris** Lk., p. 96, n° 2; Antilles (FÉRUSSAC); mon cabinet; diam. 22 l. (= 48 mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex, n° 1 (fig. 63): Diam.  $47\frac{1}{2}$ , diam.  $41\frac{1}{2}$ , alt. 25, apert. Diam. 24, apert. diam. 20 mm.,  $5\frac{1}{2}$  tours; n° 2: Diam.  $49\frac{1}{2}$ , diam. 43, alt. 29, apert. Diam.  $24\frac{1}{2}$ , apert. diam. 23 mm., spire de  $5\frac{1}{2}$  tours. Le n° 1 a la spire plus déprimée que le n° 2. L'apex est aplati, les tours peu convexes sont séparés par une suture superficielle et carénés fortement jusqu'en arrière du labre. Le profil des tours reste pourtant nettement convexe de part et d'autre de la carène; cette dernière n'est pas tranchante. Bouche légèrement tombante, de forme subtriangulaire. Péristome épaissi, blanc, non réfléchi, sauf sur le bord columellaire où il forme un large callus étalé, obstruant l'ombilic. Callus pariétal blanc bleuâtre, se détachant sur le fond brun de l'avant-dernier tour. La coquille est régulièrement couverte de costules radiales très serrées. Sous le binoculaire apparaît un fin réseau oblique de lignes, d'une part antécurrentes, et d'autre part



rérocurrentes, se croisant sous un angle très aigu. Les tours embryonnaires sont lisses, mallés vers la suture. Sur les derniers

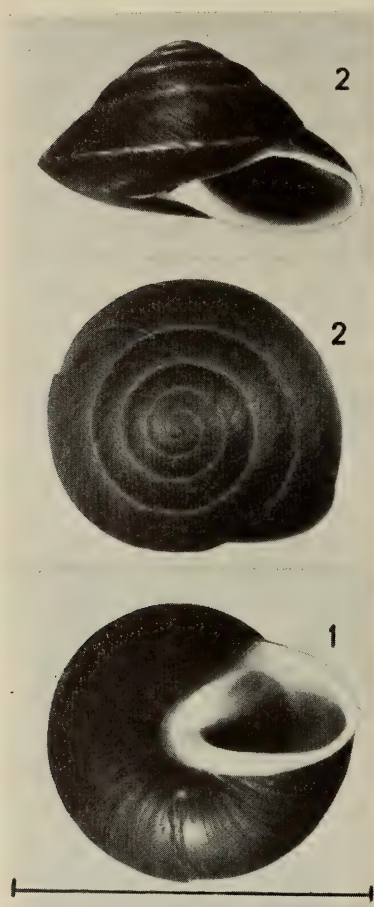


FIG. 63

tours, la coquille montre un épiderme régulièrement soulevé sous forme de pustules. Elle est d'un brun foncé olivâtre, virant au brun rosé sur les premiers tours. L'ouverture est d'un blanc violet, livide à l'intérieur. La carène et les sutures sont accompagnées d'un liseré très étroit plus clair. Les types de Lk. portent sur leur étiquette une inscription synonymique *H. insittia* Shuttl. En comparant les ex. lamarckiens avec les *H. carocolla* L. et les *insittia* Shuttl. de notre collection, je crois qu'il y a synonymie avec l'espèce de SHUTTLEWORTH, que par conséquent *C. albilabris* Lk. est à exclure de la synonymie de l'espèce linéenne *carocolla*. Comme le fait remarquer PILSBRY, vol. 5, p. 121, la couleur est plus olivâtre, le callus pariétal lisse et la croissance des tours plus rapide. Le bord columellaire et inférieur du péristome est régulièrement concave, sans denticulation; en outre, le profil de la coquille montre une différence sensible entre la convexité de la spire et

celle du dernier tour, en dessous de la carène. Celle-ci est plus aplatie, avec une courbe différente de celle de *carocolla* L. Le nom de l'espèce adopté par PILSBRY est *Pleurodonte* (*Caraculus*) *albilabris* (Lk.) (= *insittia* Shuttl.).

***Carocolla inflata*** Lk., p. 97, n° 6; Porto-Rico (MAUGÉ); mon cabinet; Diam. 20 l. (= 45 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève,



2 ex. (fig. 64, 1-2), n° 1: Diam. 50, diam. 40, alt. 32, apert. Diam.  $27\frac{1}{2}$ , apert. alt. 29 mm., 4 tours; n° 2: Diam. 46, diam. 38, alt. 29, apert. diam. 26, apert. alt. 27 mm., 4 tours; hauteur de la spire (de l'apex à la carène) 10 mm. La spire, très surbaissée, a les tours aplatis en dessus et renflés en dessous, séparés par une suture superficielle; le tour ultime est fortement caréné, un peu concave de part et d'autre de cette carène. Les tours s'accroissant rapidement ont respectivement 15, 9,  $3\frac{1}{2}$  et 2 mm. de largeur. Le dernier n'est pas tombant, mais irrégulièrement déprimé en arrière du péristome. Ouverture très grande, subrhomboidale, presque rectiligne en dessus, fortement et régulièrement concave en bas et anguleuse à la périphérie. Péristome blanc bleuâtre, réfléchi sur lui-même, formant un callus obstruant complètement l'ombilic en le circonscrivant largement. Le callus pariétal montre une limite externe très fortement convexe. Vue à la loupe, l'ornementation est surprenante, les tours embryonnaires sont couverts d'éléments granuleux arrangés radialement. Cette ornementation persiste sur les tours suivants mais avec apparition de zones d'accroissement alternativement beige très clair et plus foncé. La surface prend alors l'apparence d'un tissu côtelé. La loupe révèle la présence, entre les granulations, de lignes spirales très irrégulières serrées (env. 10 au mm.). La carène est généralement accompagnée d'un liseré brun étroit; sur la face inférieure se montrent aussi 2-3 bandes spirales plus foncées. Sur l'ex. n° 1, très adulte, privé de son épiderme, l'ornementation se révèle sous forme de mul-

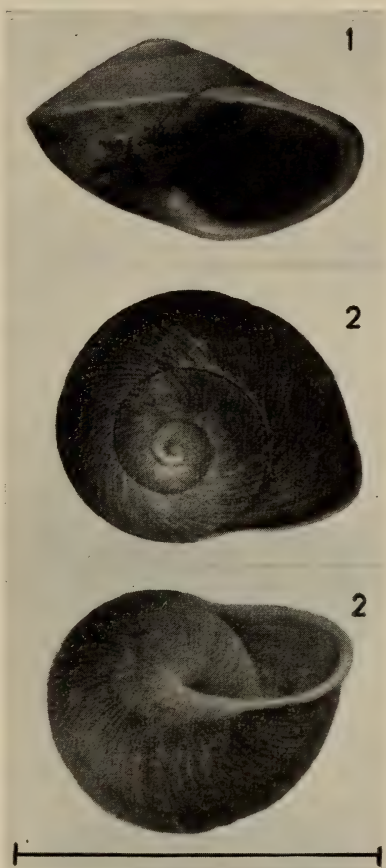


FIG. 64

La surface prend alors l'apparence d'un tissu côtelé. La loupe révèle la présence, entre les granulations, de lignes spirales très irrégulières serrées (env. 10 au mm.). La carène est généralement accompagnée d'un liseré brun étroit; sur la face inférieure se montrent aussi 2-3 bandes spirales plus foncées. Sur l'ex. n° 1, très adulte, privé de son épiderme, l'ornementation se révèle sous forme de mul-

tiples bandes spirales brunes sur la paroi pariétale. En comparant les figures données par FÉRUSSAC (*Hist.*, p. 343, pl. 61, figs. 2-4), REEVE, *Helix*, figs. 230 et 231, CHENU, *Man.*, fig. 3419, PFEIFFER in *Mart. et Chemn.*, pl. 67, figs. 1-3 et celles de PILSBRY, vol. 5, pl. 6, fig. 55, et pl. 6, figs. 51-52, d'une part, avec les ex. de Lk. et ceux que nous possédons d'autre part, il ressort que les *Carocolla inflata* de Lk. ne sont pas des *H. angulata* Fer. mais bien des *H. oblitterata* du même auteur. Ceci grâce à la présence

d'une spire non pas subplanorbique, mais conique déprimée, avec ouverture plus large que haute, à base subparabolique et non pas subhorizontale. La similitude entre l'espèce de Lk. et celle de FER. (*oblitterata*) avait été déjà relevée par Lk. qui considérait *angulata* et *oblitterata* comme des synonymes de son espèce *inflata*. Si l'on admet des différences spécifiques entre les deux espèces de FÉRUSSAC, celle de Lk. devrait prendre le nom de *Pleurodonte (Parithena) oblitterata* Fer. (= *inflata* Lk.).

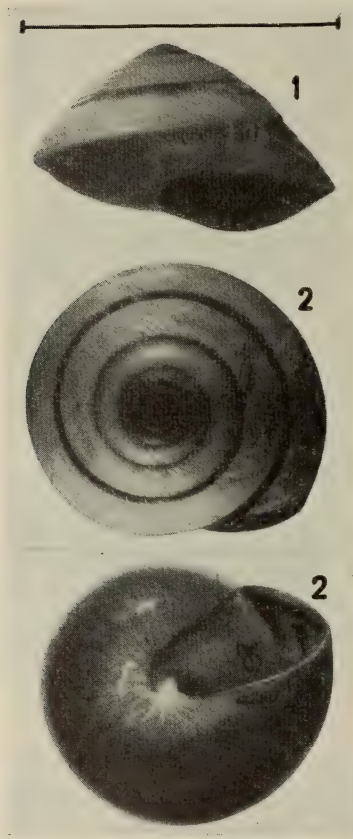


FIG. 65

**Carocolla bicolor** Lk., p. 97, n° 8; Ile-de-France; mon cabinet; diam. 1 p.  $\frac{1}{2}$  (= 40 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. (fig. 65, 1 et 2), n° 1: Diam. 40, diam. 36, alt.  $28\frac{1}{2}$ , apert. Diam. 21, apert. diam. 19 mm.; n° 2: Diam. 42, diam.  $36\frac{1}{2}$ , alt. 27, apert. Diam.  $22\frac{1}{2}$ , apert. diam.  $20\frac{1}{2}$  mm. Les deux coquilles de Lk. correspondent très exactement à la diagnose originale de leur auteur, mais par contre fort mal, en ce qui concerne

la couleur et l'ornementation, à la description et aux figures données par FER., *Hist.*, I, p. 353, pl. 58 A, figs. 1-12, pour son *H. inver-*

*sicolor* que Lk. considère comme synonyme. La raison en est simple; il s'agit bien de deux *inversicolor* Fer. mais ayant probablement subi un double « truquage ». En les examinant à la loupe, on aperçoit à leur surface une quantité de petites cupules de corrosion, creusées par l'attaque d'un acide; ce qui a eu pour effet de supprimer tout l'épiderme et la couleur brune de la spire, excepté sur un liseré infra-sutural et sur toute la moitié inférieure où la couleur est plus profondément incorporée à la coquille. Sur un des ex. (le n° 1), le spécimen, après corrosion, a été repoli afin de lui rendre une apparence épidermée. Toutes les coquilles normales que nous possédons de *C. inversicolor* Fer. montrent une similitude complète de galbe avec les *bicolor* de Lk., mais elles sont uniformément brunes, munies de stries d'accroissement et de lignes spirales très serrées, excepté sur la partie inférieure où elles sont granuleuses grâce à l'entrecroisement de lignes spirales. L'espèce de Lk. que TRYON, II, vol. 2, p. 24, met en synonymie de *inversicolor* Fer. me semble être plutôt un artefact de *Nanina (Pachystyla) inversicolor* (Fer.), il peut sans inconvénient disparaître de la nomenclature, plutôt que d'être considéré comme une variété albine de cette dernière.

**Carocolla mauritiana** Lk., p. 98, n° 9; Ile-de-France; mon cabinet; diam. 16 l. (= 35 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, néant.

**Carocolla madagascariensis** Lk., p. 98, n° 10; Madagascar; mon cabinet; diam. 17 l. (= 38 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex., (**fig. 66, 1-2**) Diam. 39, diam. 30, alt. 17½, apert. Diam. 18½, apert. diam. 16, diam. de l'ombilic 8 mm.; cinq tours faiblement renflés en dessus, séparés par une suture superficielle bordée distinctement dans les derniers tours. Le tour ultime est faiblement contracté vers son quart final, muni d'une carène périphérique anguleuse. Bouche non tombante, dilatée, montrant une faible gouttière en arrière du péristome. Ce dernier est un peu réfléchi dans sa partie supérieure et enroulé en bourrelet columellaire. L'ombilic très ouvert, perspectif, laisse voir la spire entière. Le bord columellaire et la commissure sont reliés par un callus pariétal très faible, rectiligne. La cavité, ainsi que l'extérieur de la coquille sont d'un brun marron, faiblement éclaircis vers la carène et fauve clair sur les premiers tours. Tours embryonnaires lisses. Le reste de la coquille est muni de stries d'accroissement serrées, plus fortes vers la suture.



Lk. renvoie à la figure de l'*Encyclopédie*, pl. 462, fig. 2 a-b; qui correspond bien par sa taille à notre ex. mais le dessin en est si peu caractéristique qu'il pourrait s'appliquer à plusieurs autres *Ampelita* malgaches. PFEIFFER, in MARTINI, p. 344, pl. 61,

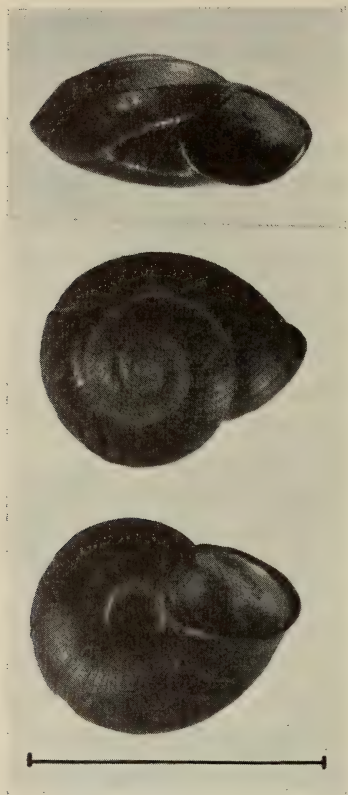


FIG. 66

figs. 4-6, a mis en synonymie l'espèce lamarckienne avec *Hel. xyстера* Valenc., ce qui est certainement inexact. La carène de *madagascariensis* est beaucoup moins aiguë, en biseau droit et non pas concave. La spire est plus élevée et le nombre des tours plus grand. La forme de l'ouverture, celle de l'ombilic et le genre d'ornementation sont différents. Je crois que DESHAYES a eu raison (*Encyclopédie*, *Helix*, p. 261) de penser que l'espèce lamarckienne est basée sur un individu jeune de la grande *Ampelita lanx* Fer. Il est vrai que plus tard il est revenu sur sa façon de voir dans FER., *Hist.*, vol. 1, p. 401. Les figures de FER., pl. 62 A, figs. 8-10, représenteraient un jeune *Ampelita lanx* Fer. (= *madagascariensis* Lk. ap. DESH. in *Encyclopédie*). Les figures qui rendent le mieux cette *Carocolla madagascariensis* Lk. sont certainement celles de FER., *Hist.*, vol. 1, pl. 25, figs. 5-6. Leur ressemblance est presque parfaite, c'est du reste à cette figure que renvoie Lk.

lui-même. En admettant la synonymie de DESH. (*Encyclopédie*), l'espèce de Lk. doit donc prendre le nom de *Helix (Ampelita) lanx* Fer. forma juv. (= *Carocolla madagascariensis* (Lk.) non *Helix madagascariensis* Lk.).

***Carocolla planaria*** Lk., p. 99, n° 14; Ténériffe (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 6 l.  $\frac{1}{2}$  (= 14  $\frac{1}{2}$  mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. (fig. 67), n° 1: Diam. 14  $\frac{1}{2}$ , diam. 12, alt. 5  $\frac{1}{2}$ , apert. Diam. 7,



apert. diam. 5, diam. ombil.  $2\frac{1}{2}$  mm.; n° 2: Diam.  $14\frac{3}{4}$ , diam. 13, alt.  $5\frac{1}{2}$ , apert. Diam. 7, apert. diam.  $5\frac{1}{2}$ ; diam. ombil.  $2\frac{1}{2}$  à 3 mm. Coquille petite, grise, de forme lenticulaire très aplatie, tranchante sur sa périphérie,  $5\frac{1}{2}$  tours de spire presque plans, à suture superficielle bordée d'un étroit liseré blanc. Dernier tour légèrement plus convexe en dessous. Ouverture en fer de lance plus large que haute, non échancrée par le tour précédent; munie d'un péristome droit, mince dans sa partie supérieure et faiblement réfléchi inférieurement et sur la columelle. Celle-ci masque légèrement un large ombilic en entonnoir très nettement circonscrit. Callus pariétal mince, à limite externe bien marquée. L'ornementation se compose de lignes d'accroissement très serrées, plus fortes et espacées sur la suture et la carène. Cette dernière est accompagnée en dessus et en dessous d'une ou plusieurs lignes spirales. Dès le premier tour embryonnaire se marque une ornementation radiale. La figure de DELESSERT, pl. 26, fig. 12, représente très exactement les ex. de Lk., beaucoup mieux que celles de FER., *Hist.*, vol. I, p. 372, pl. 66, fig. 5. Citation faite sous le nom spécifique de *Helicodonta (Caracollina) afficta* (Fer.) qui a la priorité sur celui de Lk.



FIG. 67

**Carocolla hispidula** Lk., p. 99, n° 15; Ténériffe (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 6 l.  $\frac{1}{2}$  env. ( $= 14\frac{1}{2}$  mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. (**fig. 68, 1-2**), n° 1: Diam.  $14\frac{1}{2}$ , diam. 12, alt. 6, apert. Diam. 7, apert. diam. 6, ombil. diam.  $2\frac{1}{2}$  mm., 6 tours; n° 2: Diam.

13, diam.  $11\frac{1}{2}$ , alt.  $6\frac{1}{2}$ , apert. Diam. 6, apert. diam. 5, ombil. diam.  $2\frac{1}{2}$  mm.,  $6\frac{1}{2}$  tours. Les 2 ex. ne sont pas très semblables, le n° 2, plus petit, a une spire plus conoïde, la carène plus anguleuse, le test



FIG. 68

plus transparent, ne portant pas de poils, même près des sutures; en outre, le dernier tour ne montre pas au-dessus de la carène de méplat très oblique. L'ornementation est différente, s'il ne s'agit pas d'usure de la surface de l'épiderme. De fortes stries d'accroissement, assez irrégulières, couvrent toute la coquille; il existe, en outre, un semis très irrégulier de petites granulations espacées sur lesquelles s'implantaient des poils. Sur la carène les stries plus fortes et rétrocurvées se soudent parfois en faisceaux visibles à la suture. Dans le n° 1 le dernier tour est moins caréné, la spire est très aplatie, sans cependant ressembler à celle de *H. lens* Fer. L'ouverture montre un labre faiblement réfléchi en haut et plus fortement à l'extérieur et en dessous. La forme de l'ouverture est régulièrement ovale, allongée et non pas en fer de lance. La columelle est faiblement réfléchie autour de l'ombilic. Celui-ci est en entonnoir profond, à bords arrondis. Il existe un cal pariétal faible

qui se termine contre la commissure par une petite dent blanchâtre. L'ornementation est formée de lignes d'accroissement serrées, régulières. Vers les sutures, où l'épiderme est conservé, la coquille est brune et poilue, les cicatrices d'implantation des poils sont beaucoup plus nettes que sur l'ex. n° 2. La synonymie de cette espèce a donné lieu à plusieurs confusions, entre autres avec l'*Helix lens* Fer., cependant de forme et d'habitat bien différents.

Il est presque certain que l'espèce de Lk. est la même que l'*H. berthelotti* Fer. in d'ORBIGNY (WEBB et BERTHELOT, *Moll. Canaries*, p. 65, pl. 2, figs. 4-6) ou tout au plus une variété, ainsi que l'admet PILSBRY, vol. 9, p. 288. L'espèce doit conserver le nom spécifique de Lk., soit *Helicodonta (Caracollina) hispidula* (Lk.).

**Anostoma depressa** Lk., p. 101, n° 1; Grandes-Indes; mon cabinet; diam 16-17 l. (= 35-38 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, la collection ne renferme pas cette coquille. Nos ex. contenus dans la Coll. Delessert mesurent 44-47 mm. de diamètre.

**Helicina neritella** Lk., p. 103, n° 1; Antilles; mon cabinet; diam. 7. l. (=  $15\frac{3}{4}$  mm.); mss. 14 ex. plus une var. légèrement plus petite; mss. 1 ex. — La Coll. Lk. n'en renferme pas et il nous est impossible de savoir si parmi ceux de la coll. Delessert se trouvent mêlés les ex. lamarckiens; il en est de même pour la variété.

**Helicina striata** Lk., p. 103, n° 2; Porto-Rico (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 5 l. (=  $11\frac{1}{4}$  mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (fig. 69), Diam.  $12\frac{1}{2}$ , diam.  $9\frac{3}{4}$ , alt.  $9\frac{1}{2}$ , apert. Diam.  $6\frac{1}{4}$ , apert. diam. 7 mm.;  $5\frac{1}{2}$  tours. Cet ex. est très fidèlement représenté par DELESS., pl. 27, fig. 1 a-d. Sa spire est en forme de coupole semi-globuleuse. Les tours, sauf le dernier, qui est rectiligne à sa partie supérieure, sont faiblement convexes, séparés par une suture superficielle. La couleur est d'un blanc jaunâtre. L'ornementation se compose de stries radiales, serrées sur le dernier tour. Sur les tours supérieurs la striation est plus forte et régulière. Les stries radiales revêtent la forme d'un S très ouvert sur le dernier tour et celles d'une faucille chez les autres. La base de la coquille, peu renflée, est remplie au centre par un callus basal arrondi, discoïdal, à surface chagrinée. Le péristome est droit et tranchant, faiblement

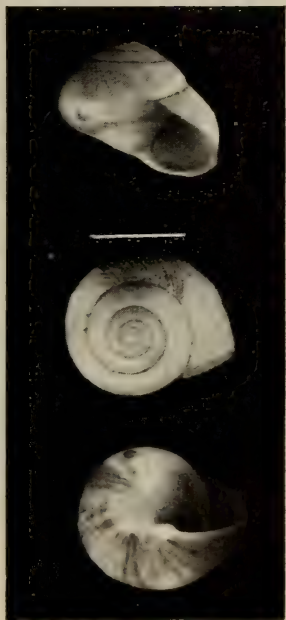


FIG. 69



réfléchi vers la partie supérieure et à la base. La columelle débute par une petite indentation basale jaunâtre, épaisse, qui se soude au callus basal. WAGNER, in *Mart. et Chemn.*, p. 93, pl. 16, figs. 13-16, et VAN DER SCHALIE, *Miscell. Univ. Michigan*, 1948, n° 70, pl. 1, fig. 1, donnent des figures très exactes de *Alcadia (Analcadia) striata* (Lk.). Nous ne possédons pas l'opercule de l'espèce. Son habitat s'étend sur toute l'île de Porto-Rico. (VAN DER SCHALIE, *loc. cit.*, p. 18.)

***Helicina fasciata*** Lk., p. 103, n° 3; Porto-Rico (MAUGÉ); mon cabinet; diam. 3 l. (=  $6\frac{3}{4}$  mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève.

Néant. L'espèce est figurée par DELESERT, pl. 27, fig. 2, et par VAN DER SCHALIE, *Misc. Michig.*, 1943, n° 70, p. 21. D'après BAKER cette espèce serait voisine de *Helicina phasianella* Pfeiff. mais localisée à la Guadeloupe.

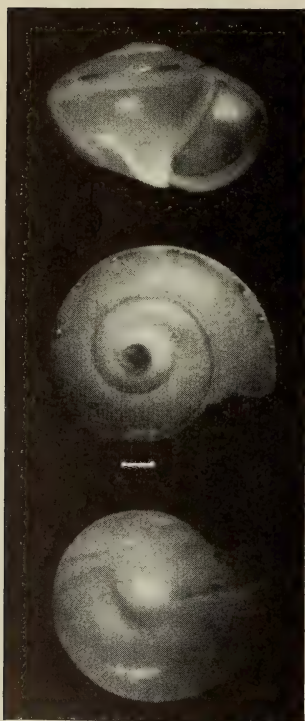


FIG. 70

***Helicina viridis*** Lk., p. 103, n° 4; Saint-Domingue; mon cabinet; diam. 2 l. env. (=  $4\frac{1}{2}$  mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève (**fig. 70**), 1 ex. avec une étiquette d'écriture inconnue «*Helicina viridis* de St. Domingue, sur un *Melastoma*», Diam.  $4\frac{1}{4}$ , diam.  $3\frac{1}{2}$ , alt. 3, apert. alt.  $2\frac{1}{4}$  mm.;  $3\frac{1}{2}$  tours. Spire conoïde très aplatie, dernier tour fortement convexe en dessous et presque plan en dessus. Tours séparés par une suture superficielle. Dernier tour muni d'une carène arrondie, reportée au dessus du milieu du tour, ce qui donne à l'ouverture une forme subquadrangulaire, le côté externe étant sensiblement parallèle au côté de l'avant-

dernier tour. La partie supérieure du péristome est presque rectiligne, l'inférieure, plus étroite, est régulièrement arrondie à la base de la columelle. Il existe sur l'ombilic un callus épais d'un blanc éclatant, se prolongeant sous forme d'une dent mousse sur la columelle. Autour



du callus se marque une dépression semi-circulaire. En dessous de la carène court une large bande d'un blanc très pur. La couleur de fond est d'un vert émeraude intense, excepté sur les premiers tours qui sont blancs et sur l'apex qui porte une tache ronde, d'un brun rouge vif. Sur la carène du dernier tour, en bordure de la ligne supérieure de la fascie blanche, sont disposées de place en place de petites taches d'un brun rouge. L'ornementation se compose de stries d'accroissement serrées, régulières mais obsolètes. A un fort grossissement on aperçoit cependant par place une faible ornementation spirale. La figure de l'espèce, donnée par DELESSERT, pl. 27, fig. 3, est très exacte sauf en ce qui concerne la couleur des tours embryonnaires et de l'apex. En outre, les taches brunes supracarénales sont trop accentuées. Il est difficile d'affirmer si l'ex. figuré est bien celui de la collection Lk., car à part ces différences DELESSERT a figuré un péristome légèrement réfléchi et replié, tandis que celui de notre ex. (probablement un individu jeune) est droit (légèrement endommagé vers la commissure). L'opercule en place, également figuré par DELESSERT, existe en effet dans notre échantillon, mais il ne montre pas trace de la spirale dessinée par DELESSERT. Dans *Mart. et Chemn.*, A. WAGNER, p. 321, pl. 64, figs. 8-11, en a donné une figure très satisfaisante. Bien que cet ex. montre une coloration un peu différente de notre type, il s'agit de la même espèce. Celle-ci paraît rare, tout au moins dans les collections d'Europe, elle fait partie des *Helicina* s. str. du groupe de *festiva*, soit: *Helicina viridis* Lk.; d'après les auteurs, elle proviendrait plutôt de Haïti.

**Pupa candida** Lk., p. 106, n° 4; habitat ?; mon cabinet; longueur 11 l. (=  $24\frac{3}{4}$  mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. Notre collection ne renferme pas d'ex. correspondant à cette dimension, mais dans la coll. Delessert se trouvent 7 ex. dont un s'identifie particulièrement bien avec les dimensions et la diagnose de Lk. (**Fig 71**), ainsi qu'avec la figure de DELESSERT, pl. 27, fig. 10. Il mesure: alt.  $24\frac{1}{2}$ , diam. 13, apert. alt. 12 mm.;  $7\frac{1}{2}$  tours. C'est une coquille conique, oblongue, ventrue au milieu, à tours peu convexes, séparés par une suture linéaire superficielle. Le dernier tour atteint 16 mm. de haut; la suture, en arrière du péristome, remonte sensiblement sur l'avant-dernier tour. Ouverture peu oblique, ovale, munie d'un large péristome tranchant, fortement réfléchi dans sa partie externe, inférieure et columellaire. Ce dernier

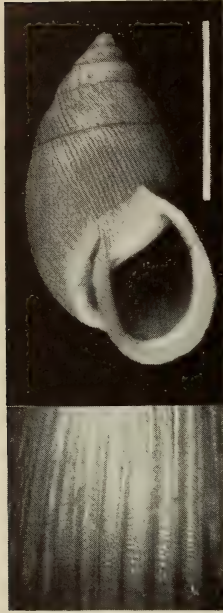


FIG. 71

bord surplombe et masque en partie un sillon ombilical fermé, falciforme. Les deux bords du péristome sont rapprochés et joints par un callus peu épais, finement chagriné, à limite externe rectiligne, peu oblique. Les premiers tours de spire, dès le début sont striés radialement avec une grande régularité. Les intervalles, entre ces stries, sont finement plissés dans le sens spiral (voir la **fig. 71**, infér.). La coquille est d'un blanc jaunâtre clair, mince et translucide, elle est munie à l'intérieur d'une bande d'un jaune orangé bordant le péristome. La columelle porte un pli profond, oblique, correspondant à l'extérieur à la crête ombilicale qui limite le sillon falciforme. Les figures de DELESSERT et celles de FER., *Hist.*, vol. 2, p. 79, pl. 150, figs. 15-16, sont très exactes, mais elles représentent des individus plus adultes et acuminés. BOURGUIGNAT, *Malac. des pays Comalis*, pl. 1, figs. 6-8, donne aussi une bonne figure de l'espèce qui proviendrait d'Arabie, de Socotora et de Somalie. KOBELT, in MART. et CHEM., désigne l'espèce comme *Buliminus (Petraeus) candidus* (Lk.).

**Pupa tridentata** Lk., p. 106, n° 7; du Levant; mon cabinet; long. 11 l. (=  $24\frac{3}{4}$  mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève. Nous n'avons pas retrouvé les ex. de Lk. Dans la coll. Delessert se trouvent 2 ex. de  $21\frac{1}{4}$  et  $20\frac{1}{2}$  mm. de long provenant de Syrie. Nos ex. d'Asie Mineure sont généralement plus grands et désignés sous le nom de *Buliminus (Zebrina) tournefortianus* Fer.

**Pupa unicarinata** Lk., p. 107, n° 10; Guadeloupe; mon cabinet; env. 7 l. (=  $15\frac{3}{4}$  mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève. Ces deux ex. ne se trouvent pas dans la coll. Lk., par contre, je soupçonne fort qu'ils aient été transférés par erreur dans la coll. Delessert. Celle-ci renferme en effet une paire de coquilles qui correspondent à 1 mm. près à la taille, et exactement à la diagnose de Lk. Ils sont si semblables aux figures de DELESSERT, pl. 27, fig. 4, qu'il serait surprenant qu'ils ne soient pas les originaux. L'espèce de Lk. n'étant

connue, d'après PILSBRY (vol. 16, p. 132, pl. 15, figs. 12-13) que par la diagnose originale et la figure de DELESSERT, voici quelques précisions sur ces ex. (**fig. 72**), n° 1: alt.  $15\frac{1}{2}$ , diam. 6, alt. apert. 14, diam. apert.  $4\frac{1}{2}$  mm., 11 tours; n° 2: alt. 16, diam. 6, alt. apert  $3\frac{1}{2}$ , diam. apert. 3 mm.; 11 tours. Spire turriculée, fusiforme. Les tours, exception faite des tours embryonnaires, sont peu convexes, séparés par une suture superficielle fortement crénelée à partir du 4<sup>e</sup> tour environ. Le dernier est muni au dessous de sa périphérie d'un repli cariniforme placé dans le prolongement de la suture. De part et d'autre de ce cordon la profondeur des intervalles entre les stries d'accroissement est sensiblement plus prononcée, ce qui a pour effet de border le cordon spiral d'une succession de fossettes irrégulières. L'ouverture est subquadrangulaire; le péristome, malheureusement détérioré vers la commissure, est mince, faiblement réfléchi extérieurement. La columelle est repliée sur le sillon ombilical falciforme. L'ornementation, surtout radiale, est presque imperceptible sur les premiers tours, elle s'intensifie sur les suivants sous forme de stries d'accroissement irrégulières. La zone presque plane située autour de l'ombilic est couverte de costules plus fortes, irrégulières, légèrement bosselée par l'apparition de quelques lignes spirales. La coloration est partiellement d'un gris transparent et d'un blanc opaque. Ces deux couleurs alternent en formant des flammes qui partent des sutures. Il est probable que ces coquilles, au moment de leur récolte, avaient déjà subi longtemps l'action décolorante du soleil. Des ex. déterminés *unicarinatus* Lk., envoyés de Cuba par BERNARDI, présentent les mêmes caractères que les deux coquilles décrites ci-dessus, leur taille est sensiblement moindre (12-13 mm.), par contre, leur couleur est plus vive, les zones grises transparentes étant remplacées par un fauve foncé. PILSBRY rapproche l'espèce de Lk. de *P. costatus* Maltz. et de



FIG. 72



*microdon* Pfr. N'ayant pas d'ex. à ma disposition, je ne puis comparer qu'avec les figures et les diagnoses, aussi me garderai-je d'en tirer des conclusions. Cette espèce décrite par Lk. comme *Pupa*, est le *Macroceramus unicarinatus* (Lk.) de la famille des *Urocoptidae*.

**Pupa clavulata** Lk., p. 107, n° 12; Ile-de-France; mon cabinet; longueur 3 l.  $\frac{1}{2}$  (= 7 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, pas d'exemplaire. La coll. Delessert en possède 7 ex. de l'Ile Maurice qui varient entre 7-8 $\frac{1}{2}$  mm. Impossible de dire si l'ex. de Lk. se trouve parmi eux. DELESSERT l'avait figuré pl. 27, fig. 5, mais il ne peut être identifié avec certitude. C'est l'*Ennea* (*Nevillea*) *clavulata* (Lk.).



FIG. 73

**Pupa germanica** Lk., p. 108, n° 14; Allemagne; mon cabinet; longueur 7 l. (= 15 $\frac{3}{4}$  mm.; mss. 5 ex. — Coll. Lk. Genève. Néant.

**Clausilia truncatula** Lk., p. 113, n° 2; Ile de Saint-Thomas (FERUS-SAC); mon cabinet; longueur 9 l. (= 20 $\frac{1}{4}$  mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex. (fig. 73), n° 1: alt. 20, diam. 4 $\frac{1}{2}$  mm., 14 tours (sans les tours tronqués), spécimen à péristome endommagé en bas; n° 2: alt. 18, diam. 4 $\frac{1}{2}$  mm., 13 $\frac{1}{2}$  tours (sans les tours tronqués), péristome

complet; n° 3: alt. 16 $\frac{1}{2}$ , diam. 4 mm., 13 tours, ex. tronqué et à péristome détérioré. Des sutures subhorizontales, bien apparentes, séparent les tours presque plans. Dans son quart terminal, le dernier tour se détache du précédent en formant un petit col rectiligne. La coquille est d'un gris cendré. L'ornementation se compose sur toute sa surface de costules verticales très régulières qui ménagent entre elles des espaces lisses,



sensiblement plus larges. Sur le tour médian (le plus large) on compte 74 de ces costules. Vers les sutures, de place en place, en haut et en bas, les costules s'épaississent et tendent à se souder. Ces soudures se forment sans ordre, toutes les 2, 3 ou 4 côtes. Ces jonctions produisent des papilles presque semblables à celles que l'on observe sur les *Clausilies* paléarctiques du groupe des *Papillifera*. L'ornementation se continue sur le col du dernier tour. A l'endroit où celui-ci se redresse il se forme une élégante arête en forme de cordon qui circonscrit le sillon ombilical. Il est impossible de voir sur les ex. de Lk. quelle est la structure de l'axe columellaire, mais, parmi les ex. de DELESSERT, exactement semblables, provenant de Saint-Thomas, se trouve un ex. brisé par le milieu qui permet de juger de l'exactitude de la fig. de PILSBRY, vol. 16, pl. 3, fig. 21. DELESSERT a figuré pl. 27, fig. 11, l'espèce lamarckienne, mais l'exactitude laisse à désirer, nulle trace des papilles, cependant si frappantes, en outre le péristome semble être interrompu en deux lobes par l'extrémité de la crête spirale. La figure de FER., pl. 163, fig. 10, est plus exacte mais la réunion régulière des costules par paires ne correspond pas à nos ex.; PILSBRY énumère l'espèce sous le nom de *Brachypodella (Amphicosmia) truncatella* (Lk.) (= *gracillicolis* Fer.) de la famille des *Urocoptidae*.

**Bulimus zigzag** Lk., p. 118, n° 4; habitat ?; mon cabinet; long. 22 l. (= 49 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex (**fig. 74**), n° 1: alt. 50, diam. 30, apert. alt. 28½, apert. diam. 16 mm., 6 tours; n° 2: cette coquille, sensiblement plus grande que la précédente, ne provient probablement pas de la coll. Lk. bien qu'elle s'y trouve. Sur son labre, on aperçoit, marqué d'une écriture très ancienne, un S, qui signifie qu'elle provient de la coll. Solier la Touche<sup>1</sup>, alt. 58¾, diam. 54, apert. alt. 33, apert. diam. 18½ mm., 6 tours. Dans ces deux ex. le galbe est ovale conique, le dernier tour surpassant en hauteur le reste de la spire; tours peu convexes, nettement séparés par une suture simple, non crénelée. Ouverture ovoïde, limitée verticalement par la columelle et obliquement par la paroi pariétale. Péristome mince, droit, dépourvu de bourrelet labial, mais liseré à l'intérieur et à l'extérieur (surtout chez le petit ex.) d'une étroite bande d'un brun noir qui contourne

<sup>1</sup> Voir à ce sujet. Rev. suisses Zool. 1947, vol. 54, p. 160.

le repli columellaire et, en s'élargissant, vient se fondre au callus ombilical et pariétal. Ce dernier, couleur chocolat, couvre toute la paroi pariétale. L'intérieur de la bouche est blanc, lavé de brun. L'ornementation se compose de lignes d'accroissement nombreuses, peu marquées sauf près des sutures. La coquille est brillante (probablement polie artificiellement); vue à la loupe, sa surface révèle une ornementation spirale très fine, obsolète. L'apex est brun très foncé. La coloration des autres tours est très compliquée et variable; notre fig. 74 l'indique suffisamment pour qu'il soit

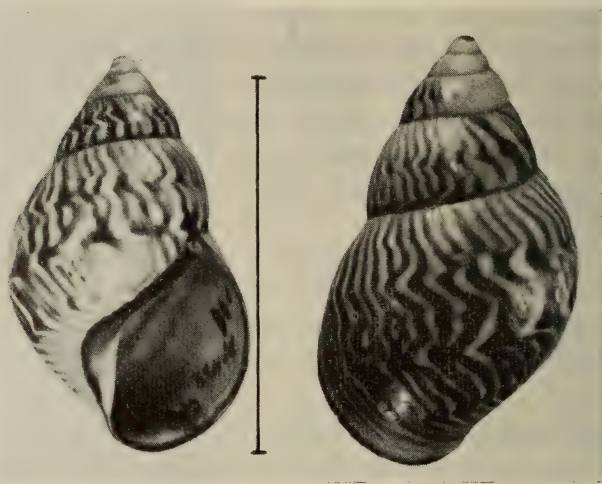


FIG. 74

besoin de la décrire. Sur les tours, les varices brunes, traces d'arrêt dans la croissance, sont peu nombreuses, une sur chacun des exemplaires. En comparant les spécimens de la coll. Lk. avec les figures d'*Orthalicus obductus* Shuttlw. (*Not. Malac.*, I, 1856, p. 61, pl. 3, figs. 1-3) ainsi qu'avec les ex. de cette espèce, provenant de la coll. Shuttleworth (du Musée de Berne), nous avons pu nous convaincre que ces deux formes sont si voisines qu'elles nous semblent pouvoir être considérées comme synonymes. Les ex. de SHUTTL. sont munis de leur épiderme, ce qui a pour effet de masquer d'un voile glauque les détails de leur coloration; en outre, étant plus adultes, ces coquilles ne possèdent pas sur le dernier tour les flammes en zigzag si caractéristiques. L'habitat indiqué par

SHUTTLEWORTH pour son *Orthalicus obductus* est la Colombie (Barquimeseto, ap. MÜLLER), et le Panama (ap. CUMING). PILSBRY, vol. 12, p. 136, met le *B. zigzag* Lk., avec doute, en synonymie de *Oxystyla pulchella* Spix; sans un matériel de comparaison suffisant, il nous est impossible de trancher la question de la synonymie avec *pulchella* Spix.

**Bulimus richii** Lk., p. 118, n° 6; Pérou (RICHE); mon cabinet; long. 2 p. 9 l. (= 74 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex.



FIG. 75

(fig. 75), douteux pour la coll. Lk., car au lieu de mesurer 74 mm. il n'a que  $66\frac{1}{2}$  de haut.,  $30\frac{1}{2}$  de diam., apert. alt.  $29\frac{1}{2}$ , apert. diam. 15 mm.,  $7\frac{1}{2}$  tours. Le premier est obtus, papilleux, blanc, lisse; les deux suivants, blancs également, forment un apex légèrement mucroné. A partir du 3<sup>e</sup> tour, la coquille prend son galbe normal, allongé, conoïde; les tours sont peu bombés, séparés par une suture peu profonde, bordée à partir du 3<sup>e</sup> tour. Extérieurement la forme de l'ouverture est très régulière, semi-ovoïde, elle se raccorde insensiblement à la columelle par une courbe plus serrée. Toute cette portion montre un péristome droit, mince mais non



tranchant. La columelle ne montre pas de sinus visible; elle est rectiligne, un peu divergente à gauche de l'axe, réfléchie sur elle-même; elle obstrue l'ombilic et se continue par un callus pariétal blanc jaunâtre, mince, opaque. Intérieurement, l'ouverture est jaunâtre, lavée de bleuâtre sur le bord droit. La couleur de fond est d'un jaune très clair; sur les 4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> tours de larges taches flammées, couleur marron, partent de la suture inférieure. Dans les tours suivants ces bandes sont plus allongées, étroites, nombreuses et en forme de lanières; elles confluent autour de l'ombilic. Le dernier quart de tour porte trois varices brunes. La coquille ayant été polie artificiellement, l'ornementation superficielle est effacée, ne laissant apercevoir qu'une succession de stries obsolètes et irrégulières assez grossières sur le dernier tour. Un autre ex. ne provenant pas de la coll. Lk., examiné à la loupe, révèle un fin réseau spiral vers la marge suturale; en outre, le dernier tour porte une faible carène aboutissant au milieu du labre. Un troisième ex. de notre collection, fourni par SOWERBY et provenant de Guinée, ayant probablement vécu sur un terrain très pauvre en calcaire, est très léger, presque papyracé, transparent, avec une couleur olivâtre foncée et des taches brunes normales. La différence de poids entre ces coquilles est considérable. Pour un même nombre de tours, l'ex. présumé de Lk. pèse 9 g.  $\frac{1}{2}$  et celui de SOWERBY 2 g.  $\frac{1}{2}$ . Il régné dans la figuration de l'espèce de grandes divergences. Dans MART. et CHEMN., KÜSTER, pl. 8, figs. 3 et 4, la forme et l'ornementation correspondent à notre ex., la columelle par contre est différente. Dans le même ouvrage, KOBELT, pl. 1, figs. 2-3, en donne une figure plus exacte; FER., *Hist.*, pl. 118, figs. 5-7, représente la partie inférieure du test uniformément brune, ce qui ne correspond pas à notre spécimen. REEVE, *Achatina*, fig. 39, reproduit un ex. beaucoup plus trapu et à tour ultime très différent; enfin MORELET, *Sér. conchyl.*, pl. 2, fig. 3, figure un exemplaire foncé, très voisin de celui que nous possédons de SOWERBY.

L'indication de provenance (Pérou) donnée par LK., FER., REEVE et KÜSTER est sûrement inexacte. Il s'agit d'un *Achatina* et non d'un *Bulimus*, l'habitat donné par KOBELT et par PILSBRY (vol. 16, p. 231), c'est-à-dire la Guinée et Grand-Bassam en particulier, est certainement correct. Ce dernier auteur énumère l'espèce sous le nom de *Pseudotrochus flammigerus* (Fer.).



**Bulimus sultanus** Lk., p. 119, n° 9; Java (LESCHENAULT); mon cabinet; long. 19 l. ( $= 42\frac{3}{4}$  mm.); mss. 1 ex. sénestre typique, 1 ex. dextre var. *b*. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. sénestre (fig. 76<sup>a</sup>) figuré par DELESSERT, p. 27, fig. 7 et par CHENU, *Ill.*, pl. 8, fig. 10, a les dimensions suivantes: alt. 46, diam,  $26\frac{1}{2}$ , apert. alt.  $22\frac{1}{2}$ ,

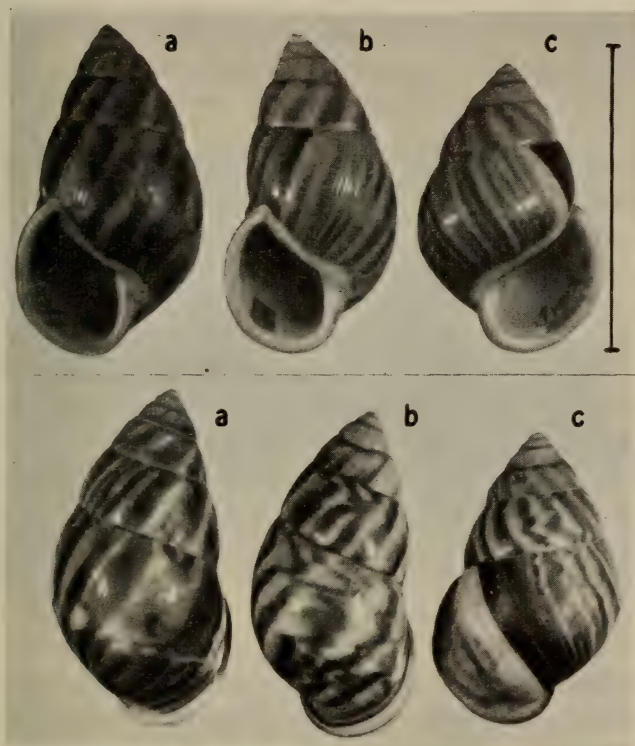


FIG. 76

apert. diam. 16, alt. tour pénult.  $11\frac{1}{4}$  mm.,  $6\frac{1}{2}$  tours. La figure de DELESSERT reproduit parfaitement le galbe de la coquille, par contre la couleur des fascies, en rouge violet, est inexacte, ces bandes sont plutôt d'un brun marron clair, le fond est jaune, lavé de violacé, surtout sur le dernier tour. Sa périphérie porte une large bande couleur jaune d'œuf, interrompue par les fascies longitudinales; sur la figure cette zone est trop terne. Notre coquille a été polie artificiellement avec un grand soin, car sa surface, très brillante, ne laisse nullement apercevoir l'ornementation spirale

dont parle PILSBRY, vol. 13, p. 154. On aperçoit cependant des stries d'accroissement peu marquées sur les tours, plus accentuées vers les sutures sur lesquelles elles produisent de légères crénelures. Les tours embryonnaires sont blancs à l'apex puis uniformément roses. Le péristome est blanc, fortement réfléchi en un bourrelet de 2 mm. d'épaisseur; le rebord columellaire laisse subsister une faible perforation ombilicale. Le callus pariétal se prolonge sur la columelle, il est blanc opaque et rejoint la commissure labiale un peu en retrait. Cet ex. ne porte aucune varice; d'après ses dimensions, il ne correspond pas exactement à l'ex. de Lk. Par contre, c'est le seul exemplaire, figuré par DELESSERT, sur lequel les auteurs ont pu établir leurs comparaisons. Un autre ex. (**fig. 76<sup>b</sup>**) se trouve dans la Coll. Lk., il n'a pas été figuré par DELESSERT; sénestre également, ses dimensions sont les suivantes: alt.  $44\frac{3}{4}$ , diam.  $25\frac{1}{2}$ , apert. alt.  $22\frac{1}{4}$ , apert. diam.  $16\frac{1}{4}$  mm.,  $6\frac{1}{2}$  tours. Le genre d'ornementation est tout à fait semblable à l'ex. précédent. La coquille porte une forte varice sur l'avant-dernier tour à la hauteur de la commissure. Le 3<sup>e</sup> ex. de la coll. Lk. désigné comme *sultanus* Lk. var. *b* (**fig. 76<sup>c</sup>**), représenté par DELESSERT, pl. 27, fig. 6, et CHENU, *Ill.*, pl. 8, fig. 9, est un individu dextre, alt. 40, diam. 26, alt. apert. 22, diam. apert.  $16\frac{3}{4}$  mm.,  $6\frac{1}{2}$  tours. Sa forme est plus trapue et son ornementation très voisine des ex. typiques; les bandes brunes sont encore plus claires et la couleur de fond est jaune soufre; elle porte deux fortes varices bordées d'un liseré brun foncé, l'une sur le quart ultime, l'autre au-dessus de la commissure. La coquille est nettement perforée, son cal pariétal est mince. PILSBRY, *loc. cit.*, considère les ex. de Lk. de la façon suivante: les deux formes sénestres (*sultana* Lk. typiques) sont des *Amphidromus interruptus* Müll. sub. sp. *sultanus* Lk. et la troisième (ex. dextre) un *Amphidromus interruptus* Müll.

**Bulimus favannei** Lk., p. 120, n° 14; mon cabinet; habitat ?; long. 22 l.(= 49 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève (**fig. 77**), 1 ex. figuré par DELESSERT, pl. 27, fig. 8, et CHENU, *Ill.*, pl. 8, fig. 14. Alt. 49, diam.  $29\frac{1}{2}$ , alt. apert. 26, diam. apert. 16 mm.; 7 tours de spire. Coquille largement ovoïde dans sa partie inférieure, à spire conique élevée; tours peu bombés, mais séparés par une suture profonde faiblement crénelée. Dans notre ex. le dernier tour est légèrement plus haut que la spire. Ouverture à labre

largement ovale extérieurement. Péristome mince, droit; columelle rectiligne, déviée à gauche de l'axe et largement réfléchie sur l'ombilic où subsiste une fente presque masquée. Callus pariétal large, mince, finement granuleux. Sur les trois premiers tours les costules d'accroissement sont régulières et moins marquées sur les derniers; ceux-ci portent plusieurs bourrelets variqueux. Un système spiral n'est perceptible nulle part. La coloration est brun foncé, surtout sur le tour ultime, mais cette couleur est interrompue

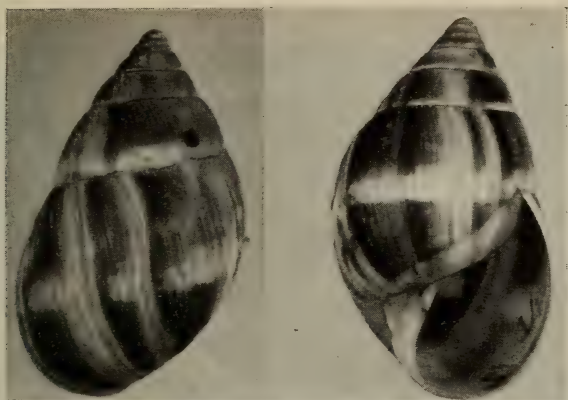


FIG. 77

par une large bande blanche, périphérique et par les zones blanches axiales qui accompagnent chaque varice. L'ouverture, blanc bleuâtre, montre par transparence les taches brunes externes. L'ex. de Lk. a le labre et la columelle trop minces pour avoir atteint son plein développement. Un ex. de la coll. Delessert, de 50 mm. de haut, atteint un poids surprenant avec un labre et un bourrelet columellaire très épaissi. Le callus pariétal porte vers la commissure un épaississement dentiforme. Cet individu pèse 8 g  $\frac{1}{2}$ ., celui de Lk. 3 g.  $\frac{1}{2}$  seulement. La couleur violacée donnée aux parties claires dans les figures de DELESSERT et CHENU est exagérée. D'après THIELE, *Syst. Weicht.*, p. 561, c'est le *Leucotaenius javanii* (Lk.), *Achatinidae* qui provient de Madagascar. Ce nom spécifique, déjà donné par FER., *Tabl. syst.*, p. 51, n° 408, mais sans diagnose ni figure est celui de Lk. il a la priorité. Malheureusement, sa diagnose est établie sur un ex. peu adulte.



**Bulimus inflatus** Lk., p. 122, n° 19; Nouvelle-Hollande; mon cabinet; long. env. 1 p. (= 27 mm.); mss. 5 ex. — Coll. Lk. Genève, 5 ex. (**fig. 78**) avec une étiquette de R. Lk.; parmi ces ex. il s'en trouve de jeunes, le plus petit mesure 14½ mm. de haut sur 10 de large. Le plus grand (type de Lk.) mesure: alt. 26, diam. 16, alt. apert. 14½, diam. apert. 7 mm. L'ouverture est plus haute que la spire et cela d'autant plus que les individus sont plus jeunes (tout au moins pour les ex. de la coll. Lk.); 6 tours de spire, peu convexes, subétagés, séparés par une suture profonde, faiblement crénelée. Ouverture régulièrement ovoïde, à columelle excavée, largement réfléchi sur l'ombilic qui subsiste sous forme



FIG. 78

d'une étroite perforation axiale. Le callus pariétal, très mince, a la même coloration que la coquille. Le fait que le labre est extérieurement mince et droit, alors que Lk. le dit subréfléchi, donne à penser qu'il a eu sous les yeux un ex. plus adulte. La figure de DELESSERT, pl. 28, fig. 1, et CHENU, *Ill.*, pl. 9, fig. 1, montre en effet un labre faiblement réfléchi intérieurement ou tout au moins muni d'un biseau intérieur. L'ornementation se compose sur les tours embryonnaires d'un fin chagrinage apparemment dépourvu d'un ordre quelconque. Sur les tours suivants apparaissent les stries d'accroissement, elles deviennent irrégulières vers la fin des tours. La suture de ceux-ci est accompagnée de lignes spirales se résolvant en granulations allongées et régulières. La couleur est blanche, un peu rosée avec alternances de taches blanches opaques et de macules d'un corné clair, subtransparentes. PILSBRY, vol. 13,



p. 3, cite l'espèce comme *Bothriembryon inflatus* (Lk.), il la considère comme très voisine ou plutôt comme une variété de *Bothryemb. melo* (QUOY et GAIMARD); KOBELT, in *Mart. Chemn. Buliminidae*, p. 791, est du même avis. Le nom d'*Helix costulata* Fer. (*Tabl.*, p. 54, n° 405) auquel renvoie LK. lui-même, est un *nomen nudum*. C'est une espèce australienne.

**Bulimus fragilis** Lk., p. 123, n° 21; Angleterre ! (LEACH); mon cabinet; long. 1 p. (= 27 mm.); mss. 6 ex. — Coll. Lk. Genève,

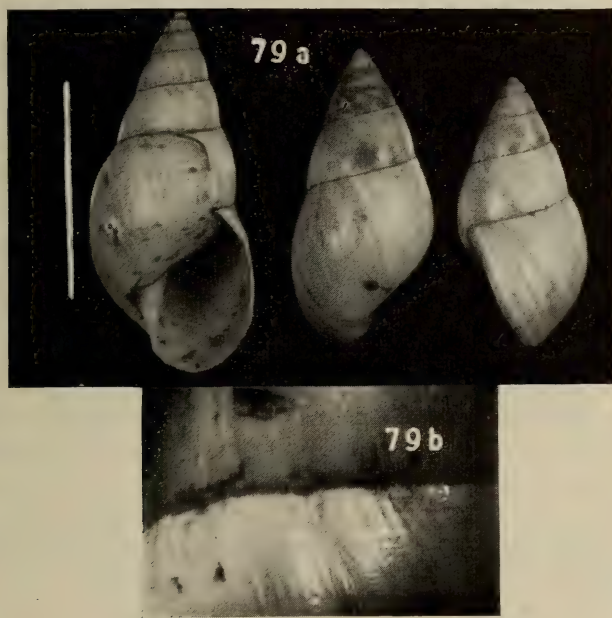


FIG. 79

5 ex. (**fig. 79<sup>a</sup>**) avec une étiquette de R. Lk.; respectivement de 28,  $23\frac{1}{2}$ ,  $22\frac{3}{4}$ ,  $21\frac{3}{4}$  et  $21\frac{1}{2}$  mm. de hauteur. Voici les dimensions du premier ex.: alt. 28, diam.  $12\frac{1}{2}$ , apert. alt.  $13\frac{1}{4}$ , apert. diam. 7 mm.; l'inclinaison du plan d'ouverture par rapport à l'axe est de  $28^{\circ}$  environ. Les tours sont au nombre de 7, peu bombés, à suture bien marquée mais irrégulière; coquille turriculée, pointue. Ouverture ovale, allongée, péristome mince, droit sur le bord externe, faiblement réfléchi en bas; columelle subaxiale, repliée en triangle sur

l'ombilic, celui-ci subsiste sous forme de perforation. Callus pariétal à peine perceptible. Les tours embryonnaires portent la sculpture caractéristique des *Drymaeus*, consistant en un pointillé microscopique à arrangement très régulier. Les autres tours sont striés longitudinalement et recouverts de lignes spirales (fig. 79<sup>b</sup>) très étroites, serrées (env. 10 au mm.). La couleur est jaunâtre sur les premiers tours, d'un gris bleuâtre, s'atténuant pour devenir sur le dernier tour presque blanche, crétacée. L'espèce a été figurée par DELESSERT, pl. 28, fig. 2, et par CHENU, *Ill.*, pl. 9, fig. 2, d'une façon exacte, sauf en ce qui concerne la marge intérieure du péristome, celle-ci n'existe pas sur nos ex. LAMARCK avait reçu l'espèce comme provenant d'Angleterre, sous le nom de *Helix fragilis* Mtg. (= *Limnaea stagnalis* L.). C'est une erreur certaine que PILSBRY, vol. 14, p. 171, a relevée en établissant qu'il s'agissait d'une forme de *Drymaeus* de la région caraïbe. Il cite *Drym. stramineus* (Gld.), *liliaceus* (Fer.) et *virginalis* Pfr. En comparant les ex. lamarckiens d'une part avec les figures, et d'autre part avec des ex. de *stramineus* (Gould.) de notre collection, ces derniers sont plus grands et surtout plus larges; le test est plus léger et transparent, l'apex plus obtus. On peut faire la même remarque pour *B. liliaceus* Fer., *Hist.*, p. 83, pl. 142 B, fig. 11, et VAN DER SCHALIE, *Miscell. Michigan*, 1948, n° 70, p. 90, pl. 8, fig. 4, bien que son test soit plus étroit et très léger. Par contre, les figures et la description de *Bulimus virginalis* Pfr., *Novit.*, vol. 3, p. 422, pl. 96, figs. 1-2, me semblent concorder très exactement. L'espèce provient probablement du Vénézuëla ou du Mexique. Si mon identification avec *Bulimus virginalis* Pfr. est exacte, ce nom tomberait en synonymie de *Drymaeus fragilis* (Lk.).

***Bulimus mexicanus*** Lk., p. 123, n° 23; Mexique (HUMBOLT et BONPLAND); mon cabinet; long. 14 l. (= 30½ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec étiquette de R. Lk., n° 1 (fig. 80). C'est très exactement l'ex. figuré par DELESSERT, pl. 27, figs. 9 a-b, et CHENU, *Ill.*, pl. 8, fig. 1; il mesure: alt. 31, diam. 17, apert. alt. 14, apert. diam. 10 mm.; n° 2: alt. 28¼, diam. 15, apert. alt. 12¾, apert. diam. 7½ mm. C'est une coquille largement ovoïde, pointue, de 6½ tours, faiblement convexe, à suture simple fortement marquée. Sur le tour embryonnaire on remarque la structure microscopique caractéristique des *Drymaeus*. Les autres tours sont munis de

lignes d'accroissement irrégulières; l'ornementation spirale existe, mais elle est difficile à percevoir, surtout sur les derniers tours. La surface est souvent malléée irrégulièrement; l'ouverture est ovale; le péristome, un peu antécurent à la commissure, est droit et très mince dans sa partie externe, faiblement évasé en bas. La columelle forme un triangle partiellement réfléchi autour de l'ombilic qu'il laisse subsister sous forme d'une forte perforation sinueuse. Le bord interne de la columelle, subrectiligne, se raccorde à la paroi



FIG. 80

pariétale presque à angle droit. La coloration de fond est blanche et les tours inférieurs ornés de bandes brunes plus ou moins larges ainsi que le montre notre figure 80. Le deuxième ex. de Lk. (non figuré) ne laisse voir qu'une seule bande brune, tout le reste de la coquille étant blanc jaunâtre. Lk. (*loc. cit.*) donne comme synonyme de son espèce, l'*Helix vittata* Fer. (*Tabl. syst.*, p. 54, n° 397). Celui-ci cite en effet cette espèce, mais sous le nom d'auteur de HUMBOLDT; comme cette citation n'est accompagnée d'aucune diagnose, on peut la négliger. C'est ce qu'a fait PILSBRY, vol. 11, p. 292, qui donne comme autre synonyme un *B. humboldtii* Reeve, *Icon.* fig. 391, puis, avec doute, un *Bul. (Mesembrinus) poecilus* d'Orb. in LUBOMIRSKY, *Proc. Zool. Soc.*, 1879, p. 725, du Pérou. Dans la coll. Moricand à Genève, des ex. de *Bul. poecilus* Orb. envoyés par leur



auteur sont très différents des *B. mexicanus* Lk. par leur forme et par leur coloration apicale et basale beaucoup plus riche. Il est certain que le *Bulimus mexicanus* Reeve, in MART., *Biol. centr. Amer. Moll.*, p. 251, récolté au Mexique, est une espèce différente. L'espèce lamarckienne, *Drymaeus mexicanus* Lk., non Reeve, serait d'après PILSBRY, non pas mexicaine mais de la région du Marañon (Pérou septentrional).

***Bulimus multifasciatus*** Lk., p. 123, n° 24; Antilles; mon cabinet; long. 1 p. (= 27 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (fig. 81), alt.  $26\frac{1}{2}$ , diam. 13, alt. apert.  $11\frac{1}{2}$ , diam. apert. 7 mm.; 6 tours de spire. Coquille oblongue conique, à tours peu bombés, à



FIG. 81

suture superficielle étroitement bordée inférieurement d'un bourrelet, visible sur les derniers tours seulement. Ouverture ovale, à péristome mince, faiblement évasé en dehors. Columelle légèrement déviée à gauche de l'axe, repliée à sa partie supérieure en un triangle ménageant une étroite perforation ombilicale. Callus pariétal mince, presque imperceptible; l'ornementation microscopique des premiers tours est caractéristique des *Drymaeus*. Les lignes d'accroissement naissent sur le second tour, elles sont serrées



et régulières. En même temps, apparaît une ornementation spirale très fine ornant la coquille de lignes incisées, faiblement sinueuses (10 à 15 par mm.). Les 3 premiers tours sont brun-violet foncé. Accolé au bourrelet sutural, on remarque un liseré brun, puis une large bande blanche atteignant environ le tiers de la hauteur du dernier tour. Au-dessous une élégante bande mauve, délimitée de chaque côté par un liseré brun occupe environ 3 mm. sur la périphérie. Plus bas s'intercale une nouvelle bande blanche, large, suivie d'une bande brune, large et foncée qui s'enfonce dans l'ouverture. La région ombilicale est entourée d'une large zone mauve; l'ombilic lui-même est brun. La coquille laisse voir par transparence les bandes externes. Le plan de l'ouverture est presque axial. L'ex. de Lk. a été figuré exactement par DELESSERT, cependant le labre ayant été légèrement ébréché, la coquille est un peu raccourcie. Le nom auquel renvoie Lk. lui-même, *Helix (Cochlogena) picturata* Fer., *Tabl. syst.*, p. 54, n° 400, est un *nomen nudum*. PILSBRY, vol. 12, p. 14, énumère l'espèce comme *Drymaeus multifasciatus* (Lk.). Elle provient de la Guadeloupe et de la Martinique.

**Bulimus bengalensis** Lk., p. 124, n° 25; Bengale (MASSÉ); mon cabinet; long. 10 l. (=  $22\frac{1}{2}$  mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (fig. 82); alt. 22, diam. 11, alt. apert.  $10\frac{1}{2}$ , diam. apert. 6 mm.;



FIG. 82

7 tours de spire. Coquille ovoïdoconique pointue à tours peu bombés, à suture linéaire droite, superficielle. Ouverture ovoïde. Péristome mince, tranchant, légèrement réfléchi inférieurement. Columelle verticale repliée en un triangle allongé, ménageant une étroite perforation ombilicale. Callus pariétal imperceptible. Les deux tours embryonnaires sont lisses, presque noirs, les suivants portent une ornementation axiale serrée, régulière dans les premiers tours, irrégulière et remplacée çà et là par des malléations sur le dernier. Il existe en outre un système spiral très fin et régulier mais absent sur le tour ultime. La coloration est très simple à première vue, c'est celle donnée par DELESSERT, pl. 28, fig. 4, CHENU, *Ill.*, pl. 9, fig. 4, et REEVE, fig. 289; le fond blanc jaunâtre porte une étroite bande brune foncée suprasuturale qui devient périphérique sur le dernier tour. Sur celui-ci une seconde bande plus large, située en dessous, s'enfonce dans l'ouverture. Vue de plus près la coquille porte la trace indistincte de plusieurs autres bandes qui se révèlent en certains endroits sous forme de taches allongées subtransparentes. Le tour pénultième en montre 6 superposées et le dernier un nombre supérieur. Le triangle réfléchi de la columelle est de couleur rosée. L'espèce est citée par KOBELT in

MART.-CHEMN., *Buliminidae*, p. 668, dans le sous-genre *Rhachis*. Elle se localise dans la région du Golfe du Bengale.

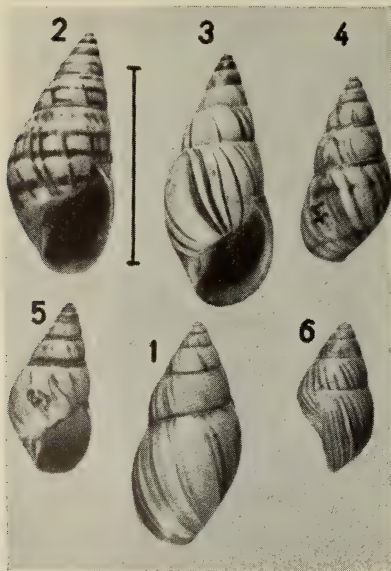


FIG. 83

***Bulimus cariboeorum* Lk.**, p. 124, n° 26; Antilles; mon cabinet; long. 9 l. (=  $20\frac{1}{4}$  mm.); mss. 6 ex. — Coll. Lk. Genève, 6 ex. (fig. 83), accompagnés d'une étiquette de R. Lk. Pour la hauteur, les dimensions varient entre  $28\frac{1}{2}$  mm. pour le n° 1 et  $15\frac{1}{2}$  mm. pour le n° 6. Le diamètre est de 12 mm. pour le n° 1 et  $8\frac{1}{2}$  mm. pour le n° 6. Malheureusement, aucun de nos ex. n'a exactement la longueur donnée par Lk. Le n° 4, de  $19\frac{1}{2}$  mm., s'en rapproche, mais

c'est un jeune ex. qui n'a pas encore formé de bourrelet péristomien interne. Il en est de même pour les nos 5 et 6. Lk. dit en outre que le dernier tour est subanguleux, seul le n° 6 montre cette particularité. La coquille, d'après la diagnose originale, serait imperforée, cependant nos ex. possèdent une étroite perforation. La coloration est des plus variables ainsi que le montre nos figures. Le nom de Lk. est un synonyme pour l'espèce *Bul. virgulata* Fer., *Hist.*, p. 91, pl. 142 B, fig. 7, et pl. 150, figs. 7-8. D'autres noms ont été appliqués à l'espèce. PILSBRY, vol. 12, p. 23, a réuni cette longue suite de synonymes sous le nom de *Drymaeus elongatus* (Bolt.) en spécifiant la localisation de quelques-unes des formes ex colore. L'espèce habite les Antilles et le Vénézuëla.

**Bulimus terebraster** Lk., p. 124, n° 28; Porto-Rico (MAUGÉ); mon cabinet; long. 9-10 l. (= 20-22½ mm.); mss. 5 ex. — Coll. Lk.

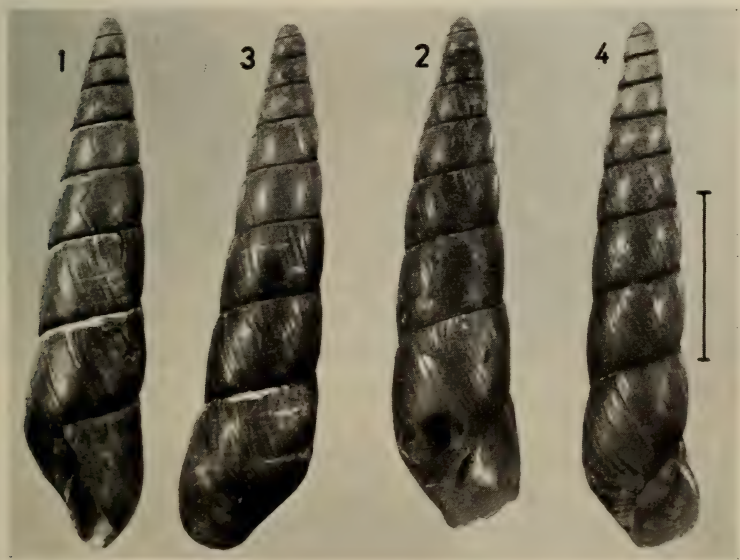


FIG. 84

Genève, 4 ex. (fig. 84) avec une étiquette de Lk. « *Bulimus terebraster*, de Porto-Rico Maugé. ». Leurs dimensions sont les suivantes: n° 1: alt. 22, diam. 5, alt. apert. 5, diam. apert. 2½ mm.; n° 2: alt. 21, diam. 5, alt. apert. 5½, diam. apert. 2 mm.; n° 3:



alt. 22, diam. 5, alt. apert.  $5\frac{1}{2}$ , diam. apert.  $2\frac{1}{2}$  mm.; n° 4: alt.  $21\frac{1}{2}$ , diam.  $4\frac{1}{2}$ , alt. apert.  $4\frac{1}{2}$ , diam. apert.  $2\frac{1}{2}$  mm. Ces 4 ex. ont tous  $9\frac{1}{2}$  tours de spire. C'est une coquille subcylindrique turriculée, à tours faiblement bombés mais séparés par une suture profonde. La bouche est ovale, allongée, pointue en haut, faiblement déprimée dans le bas. Le péristome est droit et mince. La columelle, peu excavée, forme un biseau interne; il n'existe pas de perforation ombilicale. Callus très mince, finement chagriné. Les deux premiers tours sont lisses ou faiblement ponctués (peut-être par suite de corrosion). Les autres sont ornés de stries d'accroissement nombreuses, peu accentuées. L'ornementation spirale est imperceptible; le dernier tour porte plusieurs varices. Coquille recouverte d'un épiderme de couleur jaune ou corné clair, translucide, légère et très fragile. La figuration de l'espèce a donné lieu à une controverse; celle de REEVE, n° 341, possède le même nombre de tours et la même apparence, par contre la taille est double sans qu'il soit fait mention d'un agrandissement. La provenance citée (Equateur) ne concorde pas avec celle des autres auteurs. La figure de DESH. in FER., *Hist.*, vol. 2, p. 166, pl. 142 A, figs. 7-8, montre une coquille plus semblable, mais de 8 tours, alors que le texte en indique 11. La dimension donnée est de 32 mm., alors que les plus grands individus de LK. n'en ont que 22. La figure correspondant le mieux avec les ex. types est celle de MARTENS, *Conchol. Mittheil.* 1881, I, p. 94, pl. 17, figs. 9-11. Cet auteur avait classé l'espèce dans le genre *Stenogyra*; PILSBRY (vol. 18, p. 264) la cite sous le nom de *Obeliscus terebraster* (Lk.), nom spécifique déjà donné antérieurement par FER., *Prodr.*, n° 370, mais sans diagnose. Il en est de même pour VAN DER SCHALIE, *Miscell. Michig.*, 1948, n° 70, p. 57.

**Bulimus articulatus** Lk., p. 124, n° 29; habitat ?; mon cabinet; long. 6 l. (=  $13\frac{1}{2}$  mm.); mss. 5 ex. — Collection Lk. Genève, 5 ex. de 13-14 mm. avec une étiquette de R. LK. C'est le *Cochlicella acuta* Müll. var. *articulata* MOQUIN TANDON (voir GERMAIN, *Helicid. faune française.*, Ann. Musée Lyon, 1929, t. 13, p. 412); il est exactement figuré par DELESSERT, pl. 28, fig. 8. Ces ex. de LK. portent des séries de taches noires quadrangulaires qui leur ont valu le nom d'*articulatus*. C'est une espèce très variable de coloration et si commune dans les régions maritimes de l'Europe occidentale qu'il me semble superflu de figurer les ex. de LK.



**Achatina perdix** Lk., p. 127, n° 1; Antilles, Guyane; mon cabinet; longueur près de 6 p. (= 162 mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève. De ces ex. seul le n° 3 est accompagné d'une inscription manuscrite de Lk. sur la coquille. L'ex, n° 1, est malheureusement incomplet, l'ouverture étant ébréchée (dans ses dimensions j'ai donc augmenté de quelques millimètres la hauteur et la



FIG. 85 a

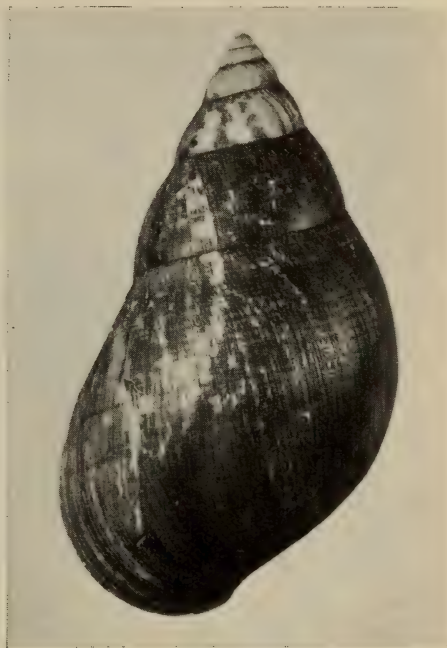


FIG. 85 b

largeur, ceci dans la même proportion que l'ex. complet); n° 2: alt. tot. 124, diam. 68, apert. alt.  $68\frac{1}{2}$ , apert. diam.  $38\frac{1}{2}$  mm., 8 tours de spire. Galbe ovoïde, acuminé. Coquille recouverte de son périostacum de teinte très chaude, jaune dorée. L'ornementation des tours embryonnaires est obsolète grâce à une faible corrosion apicale. A partir du troisième tour apparaissent les lignes d'accroissement qui augmentent régulièrement d'importance; très serrées, elles sont coupées à angle droit par des lignes spirales au nombre de 15 environ sur les tours 5-7 et de 50 sur le dernier tour. L'entre-

croisement de ces deux systèmes produit une succession de rides ou de granulations allongées, particulièrement fortes sous les sutures, mais diminuant d'importance à partir de la périphérie du dernier tour. Ouverture largement piriforme. Columelle nettement excavée à gauche de l'axe et par rapport au plan de l'ouverture; se continuant par un callus sans former d'angle. Ce dernier recouvre la paroi pariétale d'un revêtement rose vif. Intérieur de la bouche blanc bleuâtre, laissant apercevoir par transparence les flammes internes. Il n'y a pas trace d'ombilic ou même de simple perforation. La coloration est d'un blanc rosé lorsque le périostacum est absent. Sur les derniers tours des flammes brun foncé, zigzaguent, parfois confluentes et antécurentes par le bas. Le sommet de la spire est rosé. Le n° 2 (**fig. 85<sup>a-b</sup>**) porte des traces de chiffres illisibles; c'est un individu adulte qui a les dimensions suivantes: alt. tot. 154, diam. 88, apert. alt. 87, apert. lat. 55 mm.; 8 tours de spire. Abstraction faite de sa taille, cet ex. montre des caractères à peu près identiques au précédent. Les tours embryonnaires sont d'un rose plus accentué, les flammes brunes sont moins fortes sur les derniers tours et presque invisibles en arrière du péristome. La columelle est moins excavée mais le bourrelet columellaire et le sinus sont plus accentués.

Sans qu'il soit possible d'affirmer que cet ex. soit celui mesuré par LAMARCK (154 mm. au lieu de 162), M. BEQUAERT (*Achatinidae*, *Bull. Mus. Compar. Zool.*, vol. 105, p. 26) propose de le considérer comme le type d'*Achatina perdix* Lk. Ces deux coquilles sont très voisines des admirables figures de FER., *Hist.*, pl. 131, 131 A, 131 B et 124, figs. 3 et 4, nommées *Achatina variegata* FABIVS COLUMNA et ROISSY.

Avec le nom de *A. perdix* inscrit par Lk. lui-même sur la coquille, nous possédons un troisième ex. (**fig. 85<sup>c</sup>**). Ce nom, presque effacé, avait échappé aux précédents conservateurs et à M. Paul GODET qui avait, avec raison, déterminé l'ex. comme *Achatina marginata* Swains. Malheureusement c'est une coquille polie artificiellement et dépourvue de toute sculpture, sauf à la marge suturale où elle a persisté. Elle mesure: alt. tot. 112, diam. 72, apert. alt. 68, apert. diam. 39, alt. pénult. 21½ mm. Tours de spire 7. L'apex, brun clair et non pas rosé, est plus obtus et la spire, sans le dernier tour, est sensiblement plus courte. Le péristome, vu de profil, est en S renversé et non pas comme chez les ex. pré-

cédents subrectiligne; la marge du péristome, dès la commissure, est beaucoup plus élargie et évasée à l'extérieur, tout au moins dans sa moitié inférieure. La columelle excavée est comme tordue en avant. Le sinus est fortement marqué. Intérieurement, l'ouverture et le callus sont blancs et non pas rosés. Le mode de coloration extérieur est très voisin de celui des *perdix* typiques; les flammes zigzagantes confluent fortement en arrière du péristome.



FIG. 85 c

La séparation en une espèce spéciale, *Ach. marginata* Swains, a été acceptée par PILSBRY (vol. 17, p. 109, pl. 24, figs. 22 et 23 et pl. 25, fig. 26). Ses figures correspondent fort bien à l'ex. de Lk. Plusieurs auteurs n'admettent *Ach. marginata* qu'à titre de variété de la précédente; les différences de proportions, la coloration interne et l'évasement du péristome me semblent cependant des caractères suffisants pour être spécifiques. BEQUAERT, *loc. cit.*, pl. 71, fig. 3, donne sous le nom de *Archachatina marginata marginata* (Swains) une figure presque exactement semblable à la nôtre.

La synonymie d'*Ach. perdix* et *Ach. achatina* L. adoptée par BEQUAERT, *loc. cit.*, p. 22, ne me semble pas douteuse. L'habitat



donné par LAMARCK pour cette espèce a été reconnu inexact depuis fort longtemps. C'est une espèce de l'Afrique occidentale.

**Achatina immaculata** Lk., p. 128, n° 3; habitat ?; mon cabinet; près de 6 p. (= 162 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 2 ex. Je ne sais si la dimension donnée par Lk. concerne son ex. ou la

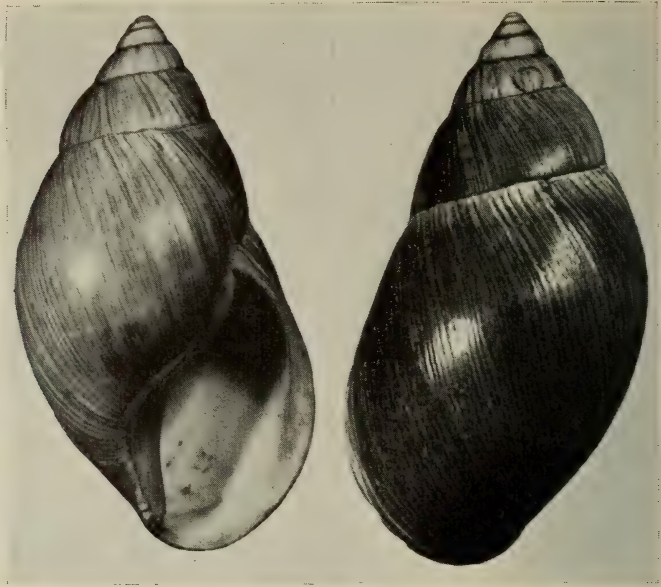


FIG. 86 a

dimension maximale atteinte par l'espèce; en tout cas aucun des deux ex. renfermés dans la coll. Lk. n'atteignent 162 mm. Le plus grand (**fig. 86 a**) ne fait probablement pas partie de la coll. Lk. Il porte vers son sommet un n° 3 écrit de la même main que de nombreux chiffres portés par d'authentiques ex. de Lk. Cet ex. mesure: alt. tot. 150, diam. tot.  $77\frac{1}{4}$ , apert. alt. 85, apert. diam.  $39\frac{1}{2}$ , alt. tour pénult. 36 mm.; 8 tours de spire. Galbe ovoïde pointu. Le dernier tour est sensiblement plus haut que le reste de la spire; tours embryonnaires lisses, blancs; les autres sont couverts de séries assez régulières de plis d'accroissement serrés et coupés par un système spiral plus espacé (environ 20 sur le troisième



tour). L'apparence générale est celle d'un tissu crêpé de couleur brun clair incarnat. Les lignes spirales s'arrêtent sur la périphérie du dernier tour. La couleur est alternativement plus claire et plus foncée à chaque costule d'accroissement. Ces dernières sont plus marquées sous les sutures. Par-ci par-là on remarque des mouchetures blanches, ponctiformes, suivies immédiatement d'une tâche allongée, brune. Chez cet individu se marquent quelques caractères gérontiques: entre autres son poids anormal, l'épaississement du labre et la chute brusque de la suture d'environ 5 mm. dans sa partie terminale. La couleur interne est blanche, légèrement lavée d'incarnat sur le bourrelet interne du péristome. Le bord de celui-ci est mince, biseauté. La columelle et le callus, épais, sont aussi couleur incarnat.

Le second ex. (fig. 86 b), bien que ne mesurant pas 162 mm., fait partie de la coll. Lk., il porte sur le labre une inscription de la

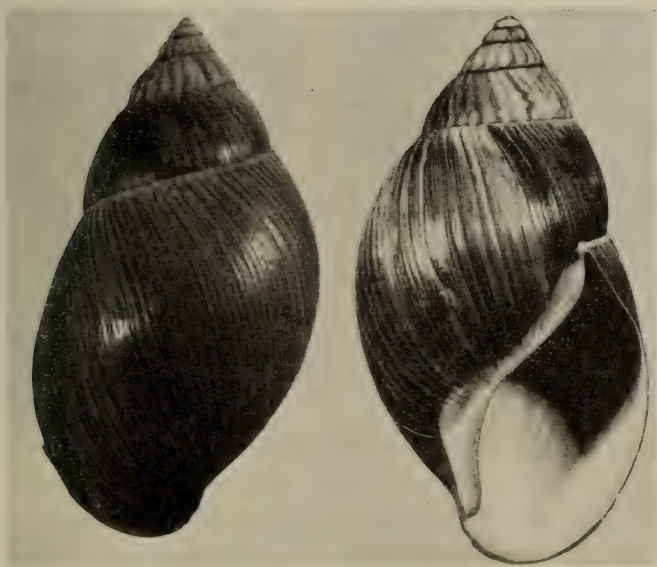


FIG. 86 b

main de Lk. ou de sa fille: « *A. immaculata* ». Cette coquille mesure: alt. 144, diam. 77,5, apert. alt. 87, apert. diam. 41, alt. tour pénult. 35 mm. Le rapport entre la hauteur totale et celle de la bouche

est de 1,76 pour le premier individu, et de 1,64 pour le second. Ce dernier a donc une apparence plus ramassée; il est aussi plus jeune et pèse 32 gr. de moins. Le péristome (légèrement ébréché est mince, droit, bordé intérieurement de brun clair. La columelle est de couleur rose saumon clair. Le genre d'ornementation est le même que pour l'ex. précédent, mais les lignes d'accroissement sont particulièrement fortes. Les mouchetures sont ici beaucoup plus marquées et plus régulières. Cet ex. a été figuré par FER., *Hist.*, pl. 127, la forme en est très exactement rendue, par contre la couleur est trop foncée et celle de l'intérieur très exagérée. L'accident de striation situé en dessus de la commissure est parfaitement reproduit. PILSBRY, vol. 17, p. 50, pl. 11, fig. 35 et pl. 43, figs. 1 et 2, cite l'espèce comme *Achatina immaculata* Lk. du groupe des Agathines de l'Afrique orientale avec provenance principale le Cap, Delagoa et le Transwaal jusqu'au Nyassaland. BEQUAERT, *Stud. Achatinidae*, 1950, *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 105, pp. 50 et 100, pense que *Achatina* (*Lissachatina* nouv. subgen.) *immaculata* (Lk.) n'est qu'une variété d'*Achatina panthera* Fer.

***Achatina acuta*** Lk., p. 129, n° 5; Afrique, Sierra Leona; mon cabinet; longueur env. 5 p. (= 135 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 87**). A l'intérieur de la coquille une écriture inconnue, probablement antérieure à Lk., indique « Sier. Lionne, le bulime achatin. bulimus achatinus Brug. ? ». Dimensions: alt. tot. 124, diam. 57, alt. apert. 61, diam. apert. 33, alt. pénutl. 30 mm.; 9 tours de spire. Coquille ovoïde pointue, étroite, apex acuminé, tours peu convexes, suture faiblement crénelée et marginée sur le quart du dernier tour. Ouverture moins haute que la spire, peu ventrue. Péristome droit, mince, faiblement réfléchi en bas; sinus fortement marqué. Columelle peu excavée à gauche de l'axe et par rapport au plan apertural. Callus columellaire et pariétal blancs opaques ainsi que l'ouverture. Grâce à un polissage artificiel, la coquille devenue très brillante, a été dépouillée de son périostacum. Les premiers tours sont lisses, les suivants, pour autant qu'ils ont conservé leur ornementation, montrent une surface crêpée presque exactement semblable à celle des deux espèces précédentes. Le dernier tour (grâce au polissage) ne montre que des costules d'accroissement accentuées sous la suture. Les tours embryonnaires sont uniformément couleur crème, les autres, jusqu'aux

deux derniers, montrent un fond blanc avec des flammes d'abord subrectilignes, puis zigzagantes brun marron. Ces dernières deviennent confluentes sur les deux derniers tours; la teinte de fond ne se révèle plus que par la présence de taches blanches en forme



FIG. 87

de comètes, arrangées dans la direction des lignes spirales. Cet ex., bien qu'il ne corresponde pas à la dimension donnée par Lk., doit être considéré comme le type, car c'est celui qui a été figuré très exactement par FERUSSAC, *Hist.*, pl. 124 a, fig. 2; il y a lieu de noter que cette figure est de 4 mm. trop courte, ce qui lui donne un galbe trop ramassé. PILSBRY, vol. 17, p. 40, avait avec raison



supposé que l'ex. figuré par FERUSSAC devait être celui de Lk. Les provenances sont plus ou moins problématiques. Lk. cite Sierra Leone, REEVE figurant sous le même nom une espèce un peu différente, nomme l'Ile Maurice et enfin ANGAS (ap. PILSBRY, *loc. cit.*) mentionne la côte orientale de Madagascar; PILSBRY admet plutôt la région africaine orientale. Toutes ces localités, excepté celle donnée par Lk., sont dans l'aire de répartition de l'*Achatina fulica* Fer., or BEQUAERT, *Mus. of Compar. Zool.*, vol. 105, p. 60, considère, je pense avec raison, *Achatina acuta* Lk. comme une simple forme de *A. fulica* Fer. (Bow. ap. BEQUAERT).

***Achatina mauritiana*** Lk., p. 129, n° 7; Ile-de-France; mon cabinet, près de 4 p. (= 108 mm.); mss. 3 ex. (dont un fruste). — Coll. Lk. Genève; 2 ex. respectivement de 87,5 et 88,5 mm. de haut. L'indication « un fruste » de R. Lk. s'adressait au troisième



FIG. 88



ex. qui nous manque et qui était probablement celui de 4 p. Les deux ex. que nous possédons ont: n° 1: alt.  $87\frac{1}{2}$ , diam. 47, alt. apert.  $45\frac{1}{2}$ , apert. diam. 36, alt. pénult.  $23\frac{1}{2}$  mm.; n° 2 (**fig. 88**): alt.  $88\frac{1}{2}$ , diam. 44, apert. alt.  $46\frac{1}{2}$ , apert. diam. 25 mm. Coquille ovoïde pointue en haut, de  $7\frac{1}{2}$  tours peu convexes, à suture crénelée et marginée sur le dernier tour. Columelle blanc bleuâtre, subrectiligne, formant un angle d'environ  $125^\circ$  avec la paroi pariétale, excavée par rapport au plan de l'ouverture; cette dernière est bleuâtre. La surface est granulée par la rencontre des deux systèmes de sculpture. Tours embryonnaires jaunes clairs, lisses ou faiblement chagrinés. La coloration est jaune brillante, avec des bandes longitudinales brunes rectilignes ou flammées. C'est une espèce très variable de taille et de couleur. Possédant une faculté d'adaptation extraordinaire, sa qualité d'édule a fait qu'elle s'est répandue à partir de sa patrie, l'Afrique sud-orientale, jusqu'aux Indes, à l'île Maurice, au Japon, dans les îles de la Sonde, en Australie et jusqu'en Amérique nord-occidentale? C'est l'*Achatina fulica* Fer. Bow. (ap. BEQUAERT, *loc. cit.*) et *couroupa* Less. (*Voyage Coquille*, pl. 9, fig. 2). Les indigènes d'Afrique découpent dans son test d'innombrables petits disques perforés qu'ils enfilent de façon à confectionner des ceintures ou des colliers.

**Achatina castanea** Lk., p. 130, n° 8; habitat ?; mon cabinet; longueur 2 p. 8 l. (= 72 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 89**) avec une étiquette d'écriture inconnue. Ainsi que PILSBRY le supposait (vol. 17, p. 54) cet ex., bien que différent un peu par ses dimensions de celles données par Lk., a servi d'original à FER., *Hist.*, pl. 125, fig. 5, il mesure alt.  $67\frac{1}{2}$ , diam. 39, alt. apert. 39, diam. apert. 20, alt. tour. pénult. 12 mm.;  $7\frac{1}{2}$  tours de spire. Coquille ovoïde, ventrue, tours peu convexes à suture nettement bordée par des granulations claires, grisâtres et non pas jaunes comme le figure PILSBRY. (pl. 15, fig. 8). Sur les tours postembryonnaires l'ornementation granulée ou crêpée est surtout sensible au-dessus de la périphérie. Sur le dernier tour elle n'existe plus guère que sous la suture, le reste étant recouvert de lignes d'accroissement peu marquées. Le péristome est d'un jaune brillant. Les tours, sauf le dernier, sont ornés de bandes brunes, droites plus ou moins larges. Le pourtour est limité par une différence très nette de couleur, plus foncée en haut et par la présence d'une carène

obtuse. Le péristome est mince, presque rectiligne. Columelle droite d'un blanc bleuâtre ainsi que l'intérieur de l'ouverture. Le cal se réduit à un enduit brillant. La région pariétale est d'un brun foncé. La coloration donnée par FER. (*loc. cit.*) est exacte,

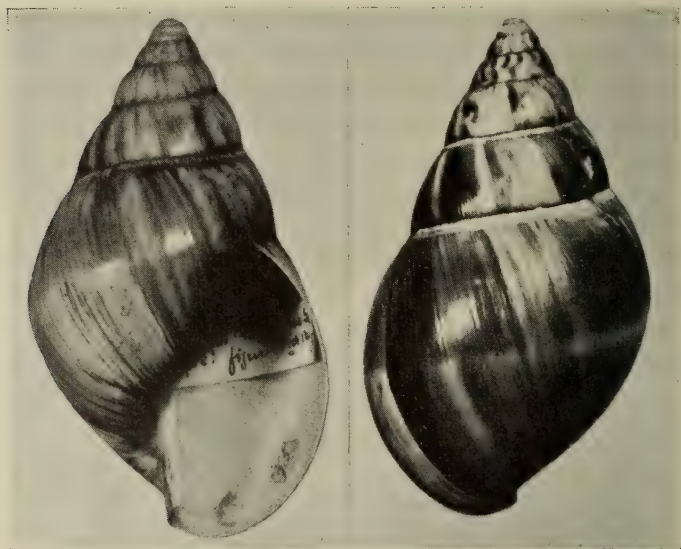


FIG. 89

mais il n'y a pas de zones jaune canari. MARTENS indique l'espèce dans la région du Kilimanjaro. Plusieurs auteurs pensent qu'il s'agit d'une simple variété d'*Achatina fulica*. C'est le cas entre autres pour BEQUAERT, *Achatina: Bull. Mus. of compar. zool.*, 1950, vol. 105, n° 1, p. 76, qui cite l'espèce sous le nom de *Achatina fulica castanea* Lk.

***Achatina ustulata*** Lk., p. 130, n° 9; habitat ?; mon cabinet; long. 2 p. 10 l. (= 76 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 90**), avec étiquette de même écriture que l'espèce précédente; alt.  $75\frac{1}{4}$ , diam. 32, alt. apert. 36, diam. apert.  $15\frac{1}{2}$ , alt. pénult. 18 mm.; 7 tours de spire. Coquille oblongue, allongée, étroite. Spire à sommet non acuminé, tours peu convexes à suture superficielle, faiblement submarginée et crénelée par des granulations

plus claires. Ouverture allongée, étroitement arrondie à la base. Péristome mince, non réfléchi. Plan de l'ouverture presque vertical. Sinus fortement marqué; columelle peu excavée, se continuant sans angle ni transition de couleur par un callus pariétal mince, transparent, brun foncé. Les premiers tours sont chagrinés, uniformément bruns. Le fond de la coquille est couleur mastic. Les bandes flam-



FIG. 90

mées marron sont larges en dessous de la périphérie, étroites et comme dédoublées sur le dessus des tours. Le bas de la coquille est presque brun par coalescence des bandes. L'intérieur est blanc bleuâtre avec les taches externes transparaissantes. Notre coquille se rapproche beaucoup de celle figurée par DESH. in FER., *Hist.*, p. 164, pl. 125, figs. 1-2, mais la coloration jaune éclatante y est exagérée. L'ex. de REEVE, n° 40 est beaucoup plus étroit. PILSBRY (vol. 17, p. 89) énumère l'espèce sous le nom de *Cochlitoma ustulata* (Lk.). La provenance est sud-africaine: le Cap, Pondo, etc. Dans son travail, BEQUAERT (*loc. cit.*, p. 202) cite *Achatina ustu-*



*lata* Lk. comme peu différente de sa nouvelle espèce. *Archachatina sandgroundi* Beq. de Rhodésie.

***Achatina peruviana*** Lk., p. 132, n° 14; Pérou (DOMBEY); mon cabinet; long. 20 l. (= 45 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève 1 ex. (fig. 91)<sup>1</sup> de 45 mm. figuré par DELESS. (pl. 28, fig. 5), par FÉRUS. (pl. 135, fig. 4) reproduite par TRYON (vol. 1, p. 43, pl. 11, fig. 97). Il est curieux de voir une même coquille figurer

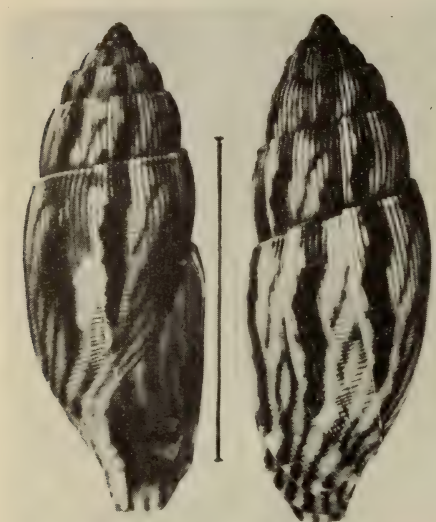


FIG. 91

dans trois ouvrages différents avec des variantes sensibles. Les dimensions sont les suivantes: alt. 45, diam.  $17\frac{1}{2}$ , apert. alt. 25, apert. diam. 18, alt. tour pénult.  $9\frac{1}{2}$  mm; 8 tours de spire. Coquille ovale, oblongue, presque pupiforme, à sommet pointu submucroné. Les tours suivants sont peu convexes, séparés par une suture profondément canaliculée et bordée sur les trois derniers tours d'une élégante crénelure. Celle-ci est formée d'une rangée simple de granulations perlées grises ou

brunes. Dernier tour dépassant la moitié de la hauteur de la coquille, légèrement déprimé et même concave à la périphérie. Il s'amincit vers le bas, se terminant par une troncature subhorizontale, suivie par l'extrémité inférieure de la columelle. Celle-ci porte quelques dents obsolètes formées par les portions terminales des varices. Le péristome a été redressé par un meulage; en réalité il doit être légèrement sinueux, antécurent vers son milieu. La commissure est très aiguë, grâce à la suture canaliculée. L'élégante ornementation se compose d'un treillis de mailles presque carrées.

<sup>1</sup> Par suite d'une légère erreur de réduction, les traits noirs qui donnent la grandeur réelle des ex. doivent être allongés d'environ 3 mm. pour les figures 91, 92 et 93 a.



Les deux derniers tours montrent une succession de varices blanches, en relief, elles sont toujours précédées par une large flamme d'un brun foncé. Le dernier tour porte 7 de ces varices peu sinueuses. Sur le quart inférieur de leur bord existe une denticulation blanche qui les épaissit. Le fond de la coquille est blanc bleuté. Entre chaque varice se voit, outre la bande brune mentionnée, une tache brun clair, massive dans le haut, se résolvant vers le bas en un certain nombre de digitations obliques. TRYON cite cette espèce sous le nom de *Streptostyla peruviana* Lk. sans préciser de quelle région du Pérou elle provient.

**Achatina albo-lineata** Lk., p. 132, n° 15; Martinique (DAUDEBARD); mon cabinet; longueur 16 l. (= 35 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 92**)<sup>1</sup>, alt. 41½, diam. 15, alt. apert. 20,



FIG. 92

diam. apert. 8, alt. tour pénult. 8 mm.; 8 tours de spire. Coquille ovale allongée, à tours peu convexes, suture faiblement mais nettement canaliculée, non bordée. Apex un peu déprimé. Toute la coquille est brillante, de couleur brun corré; l'ornementation se

<sup>1</sup> Voir note infrapaginale p. 748.

compose de costules d'accroissement régulières, aplaties, fortement marquées sur la suture, leurs intervalles étant souvent réduits à des lignes. Il n'y a pas d'ornementation spirale. Dès le troisième tour apparaissent des varices larges, d'un blanc jaunâtre, au nombre de 4 sur l'avant-dernier tour et de 5 sur le dernier. Ces varices, partant de la suture, dessinent un S renversé. Leur tiers inférieur se relève en une lame légèrement saillante. L'ouverture est nettement comprimée sur le côté externe médian, dilatée dans son tiers inférieur, selon la forme de la dernière varice. Le plan apertural est presque vertical, la columelle, faiblement excavée, est tordue en avant et dentée par les varices qui viennent se terminer sur sa partie interne. Le callus est imperceptible, l'intérieur de l'ouverture est brun clair, translucide. WALCH est le premier qui ait dénommé l'espèce *Achatina leucozonias*, nom qu'elle doit conserver par raison d'antériorité. TRYON, vol. 1, p. 26, énumère l'espèce comme *Oleacina (Varicella) leucozonias* Walch. La figure de FER., *Hist.*, pl. 123, figs. 13-14, montre un péristome incomplet, probablement meulé. La meilleure figure que je connaisse est celle de REEVE (*Achatina*), fig. 52, reproduite par MART. et CHEMN. et par TRYON. L'espèce habite les Antilles et plus spécialement la Martinique.

***Achatina fuscolineata*** Lk., p. 133, n° 16; Saint-Domingue; mon cabinet; longueur 15-16 l. (= 33-35 mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex., n° 1 (fig. 93<sup>a</sup>)<sup>1</sup>: alt. 34½, diam. 12½, apert. alt. 13½, apert. diam. 6 mm., 8 tours; n° 2: alt. 17, diam. 7, alt. apert. 7½, diam. apert. 3 mm., 6 tours (ex. juv.); n° 3: alt. 15½, diam. 6½, apert. alt. 7, apert. diam. 3 mm., 6 tours (ex. juv.). Coquille ovoïde, ventrue, à galbe légèrement extraconique au sommet, particulièrement chez l'ex. adulte. Tours peu convexes, suture superficielle subcanaliculée, faiblement marginée et crénelée par une rangée de granulations. Dernier tour un peu déprimé à la périphérie; péristome mince, droit. Columelle fortement excavée à l'extrémité inférieure et courbée en avant. Plan de l'ouverture presque axial. Les trois premiers tours sont lisses, les autres ornés de costules d'accroissement larges et aplaties sans autre ornementation spirale que celle qui marque la marge suturale. Les stries s'atténuent fortement sur la moitié inférieure du dernier tour. A l'état adulte la

<sup>1</sup> Voir note infrapaginale p. 748.

coquille a le fond fauve rosé, avec une succession de bandes verticales marron qui correspondent à chacune des varices péristoméales, au nombre de 7 sur le dernier tour. Les bandes sont larges dans la moitié supérieure du tour et linéaires obsolètes dans l'inférieure. Les varices ne sont pas en relief à la surface, et la columelle reste lisse. Sur l'individu adulte chaque zone comprise entre deux varices se trouve faiblement décalée de haut en bas et de droite à gauche par rapport à la précédente, ce qui produit une

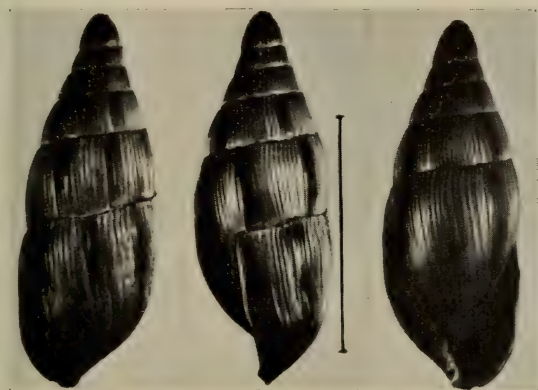


FIG. 93 a

suture en escalier. Ce caractère n'est pas apparent sur les individus jeunes, ceux-ci revêtent une teinte d'autant plus rosée qu'ils sont plus petits. Les auteurs et Lk. lui-même ont admis que *A. fuscolineata* était un synonyme de *A. dominicensis* (Gmel.). TRYON (vol. 1, p. 26) énumère l'espèce sous le nom de *Oleacina (Varicella) dominicensis* (Gmel.). La fig. donnée par REEVE (*Achatina*), n° 56, me semble la meilleure, mais elle diffère des ex. de Lk. en ce que les bandes verticales brunes du dernier tour sont suivies d'une tache brune indépendante vers le bas. Les varices et le péristome montrent une sinuosité inférieure que ne possède pas notre type de *fuscolineata*. Nous retrouvons ce caractère dans plusieurs spécimens de la coll. Moricand (voir notre fig. 93<sup>b</sup>). Il est à remarquer en outre que les rapports entre la longueur totale de la spire et celle de l'ouverture sont très différents: dans le type de Lk., ce rapport est de 2,55 tandis que dans un ex. MORICAND, envoyé par ADAMS, il est de 1,95 seulement.



Ces différences donnent à penser que *A. dominicensis* Gmel. Fer. et Auct. n'est peut-être pas de la même espèce que *A. fuscolineata* Lk.

DESHAYES in FER., *Hist.*, vol. II, p. 186, pl. 123, figs. 7-8, a décrit et figuré, sous le nom de *A. semisulcata*, une espèce qu'il

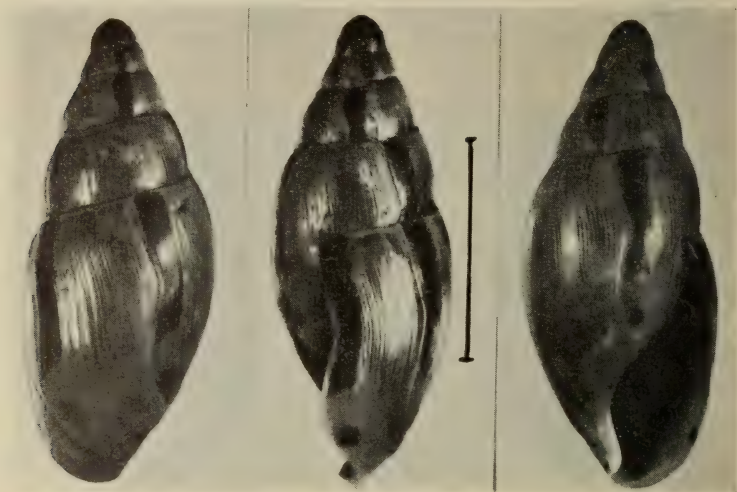


FIG. 93 b

rapproche de *A. dominicensis* Fer. Cette figure est en effet si semblable à l'ex. type de LK. et sa description correspond si bien qu'il ne me semble pas y avoir de doute possible au sujet de leur synonymie. DESH. mentionne un callus pariétal et columellaire, il est faible dans l'ex. de LK. CROSSE (*Journ. conch.*, 1891, p. 96), dans son *Catalogue des mollusques de Saint-Domingue*, doute de l'exactitude de cette provenance. Nous possédons, dans la coll. Moricand, des ex. de la Jamaïque envoyés par ADAMS.

(A suivre.)



## Liste des espèces mentionnées dans la seconde partie.

Afin de permettre de se rendre compte du contenu de chaque partie de ce travail, nous avons établi une liste courante renvoyant aux figures et à la pagination du présent fascicule.

Nom donné par Lk.	Pages tome 58 1951	N° de la figure *
Suite de l'Ordre des Trachélipodes:		
<i>Helix bidentalis</i> Lk. . . . .	693	51
<i>Helix diaphana</i> Lk. . . . .	694	Manque
<i>Helix velutina</i> Lk. . . . .	695	52
<i>Helix punctifera</i> Lk. . . . .	696	53
<i>Helix plicatula</i> Lk. . . . .	697	54
<i>Helix planorbella</i> Lk. . . . .	699	55
<i>Helix scabra</i> Lk. . . . .	700	56
<i>Helix planorbula</i> Lk. . . . .	701	57
<i>Helix macularia</i> Lk. . . . .	702	58
<i>Helix rugosa</i> Lk. . . . .	703	59
<i>Helix personata</i> Lk. . . . .	704	60
<i>Helix apicina</i> Lk. . . . .	705	61
<i>Carocolla acutissima</i> Lk. . . . .	706	62
<i>Carocolla albilabris</i> Lk. . . . .	707	63
<i>Carocolla inflata</i> Lk. . . . .	708	64
<i>Carocolla bicolor</i> Lk. . . . .	710	65
<i>Carocolla mauritiana</i> Lk. . . . .	711	Manque
<i>Carocolla madagascariensis</i> Lk. . . . .	711	66
<i>Carocolla planaria</i> Lk. . . . .	713	67
<i>Carocolla hispidula</i> Lk. . . . .	713	68
<i>Anostoma depressa</i> Lk. . . . .	715	Manque
<i>Helicina neritella</i> Lk. . . . .	715	Manque
<i>Helicina striata</i> Lk. . . . .	715	69
<i>Helicina fasciata</i> Lk. . . . .	716	Manque
<i>Helicina viridis</i> Lk. . . . .	716	70
<i>Pupa candida</i> Lk. . . . .	717	71
<i>Pupa tridentata</i> Lk. . . . .	718	Manque
<i>Pupa unicarinata</i> Lk. . . . .	718	72
<i>Pupa clavulata</i> Lk. . . . .	720	Manque
<i>Pupa germanica</i> Lk. . . . .	720	Manque
<i>Clausilia truncatula</i> Lk. . . . .	720	73
<i>Bulimus zig-zag</i> Lk. . . . .	721	74
<i>Bulimus richii</i> Lk. . . . .	723	75
<i>Bulimus sultanus</i> Lk. . . . .	725	76
<i>Bulimus favannei</i> Lk. . . . .	726	77
<i>Bulimus inflatus</i> Lk. . . . .	728	78
<i>Bulimus fragilis</i> Lk. . . . .	729	79
<i>Bulimus mexicanus</i> Lk. . . . .	730	80
<i>Bulimus multifasciatus</i> Lk. . . . .	732	81
<i>Bulimus bengalensis</i> Lk. . . . .	733	82
<i>Bulimus cariboeorum</i> Lk. . . . .	734	83
<i>Bulimus terebraster</i> Lk. . . . .	735	84
<i>Bulimus articulatus</i> Lk. . . . .	736	—
<i>Achatina perdix</i> Lk. . . . .	737	85
<i>Achatina immaculata</i> Lk. . . . .	740	86
<i>Achatina acuta</i> Lk. . . . .	742	87
<i>Achatina mauritiana</i> Lk. . . . .	744	88
<i>Achatina castanea</i> Lk. . . . .	745	89
<i>Achatina ustulata</i> Lk. . . . .	746	90
<i>Achatina peruviana</i> Lk. . . . .	748	91
<i>Achatina albolineata</i> Lk. . . . .	749	92
<i>Achatina fuscolineata</i> Lk. . . . .	750	93

\* La numérotation des figures fait suite à la Partie I (Rev. suisse Zool., tome 57, 1950, pp. 687-756).



N° 19.	A. BAIRATI und F. E. LEHMANN. Über die Feinstruktur des Hyaloplasmas von <i>Amoeba proteus</i> . Mit 2 Textabbildungen . . . . .	443
N° 20.	W. FRITZ. Über die Möglichkeit einer Übertragung von <i>Toxoplasma</i> vom Hund auf den Menschen und über das Vorkommen des Erregers bei Tieren. Mit 2 Tabellen . . . . .	449
N° 21.	J. RICKENBACHER. Die Nukleinsäuren in der Augenentwicklung bei Amphibien. Mit 2 Textabbildungen . . . . .	456
N° 22.	A. BRETSCHER. Vergleich der Beinentwicklung von vier Hühnerrassen nach Colchicinbehandlung. Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen . . . . .	462
N° 23.	H.-A. GUÉNIN. La formule chromosomiale de Coléoptères Ténébrionides nord-africains. II. Erodiinés. Avec 21 figures dans le texte . . . . .	471
N° 24.	G. TÖNDURY. <i>Embryophthia rubeculosa</i> . Zur Wirkung der Rubeola in graviditate auf das Kind. Mit 4 Textabbildungen . . . . .	476
N° 25.	K. THEILER. Die Entwicklung der Zwischenwirbelscheiben bei der Short-Danforth-Maus. Mit 4 Textabbildungen . . . . .	484
N° 26.	J. SEILER, und Mitarbeiter. Analyse des intersexen Fühlers von <i>Solenobia triquetrella</i> (Psychidae, Lepid.). Mit 2 Textabbildungen . . . . .	489
N° 27.	F. BALTZER und W. SCHÖNEMANN. Über die Letalität des Bastards <i>Triton palmatus</i> ♀ × <i>Salamandra atra</i> ♂. Mit 3 Textabbildungen . . . . .	495
N° 28.	U. WEIDMANN. Über den systematischen Wert von Balzhandlungen bei <i>Drosophila</i> . Mit 4 Textabbildungen . . . . .	502
N° 29.	E. AEPPLI. Die Chromosomenverhältnisse bei <i>Dendrocoelum infernale</i> (Steinmann). Ein Beitrag zur Polyploidie im Tierreich. Mit 5 Abbildungen und 2 Tabellen . . . . .	511
N° 30.	Ruth LOTMAR. Die Wirkung von Ultraschall auf verschiedene Entwicklungsstadien von <i>Drosophila melanogaster</i> . . . . .	519
N° 31.	H. GLOOR. Kältepolyploidie in Ganglienzellen von <i>Drosophila hydei</i> . Mit 1 Textabbildung . . . . .	520
N° 32.	P. S. CHEN and F. BALTZER. Investigations on the determination of the adhesive glands in <i>Bombinator pachypus</i> (xenoplastic transplantations). With 9 figures in text . . . . .	522
N° 33.	R. SCHENK. Über Defektoperationen an der dorsalen Urmundlippe junger Gastrulae von <i>Triton alpestris</i> . Mit 5 Abbildungen im Text . . . . .	529
N° 34.	Klaus MAMPELL. Wandlungen des Organischen . . . . .	537
N° 35.	V. KIORTSIS. Ablation du territoire crête et régénération provoquée dans le tissu cicatriciel provenant de la patte. Avec la planche 2 et 6 figures dans le texte . . . . .	553
N° 36.	H. U. MORWENTHALER. Zytologische und histochemische Untersuchungen an diploiden und haploiden Keimen von <i>Triton alpestris</i> . Mit 3 Textabbildungen und 6 Tabellen . . . . .	571
N° 37.	M <sup>me</sup> A. PRUVOT-FOL. Origine de la Tunique des Tuniciers. Avec 10 figures dans le texte . . . . .	605
N° 38.	A. QUARTIER. Morphologie et biologie de <i>Salvelinus alpinus</i> dans le lac de Neuchâtel. Avec une table . . . . .	631
N° 39.	Georges DUBOIS. Nouvelle clé de détermination des groupes systématiques et des genres de <i>Strigeida</i> Poche ( <i>Trematoda</i> ). Avec 9 figures dans le texte . . . . .	639
N° 40.	G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarek au Muséum de Genève. Mollusques vivants. II. Avec 43 figures dans le texte . . . . .	693

PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ  
DE LA COLLECTION LAMARCK

appartenant au  
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES

1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE







10.5494

LC  
sent  
m

BULLETIN-ANNEXE  
DE LA  
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE  
(TOME 57)<sup>1. ic 58</sup> (58?)

Juin 1951

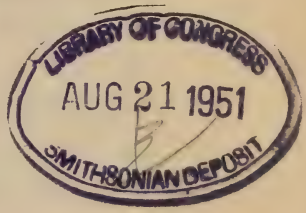
Jahresversammlung  
der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft  
abgehalten in Zürich, den 17. und 18. März 1951  
unter dem Vorsitz von  
**Prof. H. Steiner.**

GESCHÄFTSSITZUNG

**Samstag, den 17. März 1951, 14 Uhr, im Zoologischen  
Institut der Universität.**

Der Präsident heisst die anwesenden Mitglieder willkommen und erinnert an die schon vor zwei Jahren erreichte 40jährige Mitgliedschaft von Herrn Dr. Th. SCHAEPPi, dem er hierzu herzlich gratuliert. Anwesend sind 13 Mitglieder, entschuldigt die Herren HADORN, MATTHEY und REVILLIOD.

1. BERICHT DES PRÄSIDENTEN ÜBER DIE  
GESCHÄFTSFÜHRUNG 1950/51



*Wissenschaftliche Tätigkeit.*

Die von Prof. Dr. E. GUYÉNOT geleitete Jahresversammlung fand am 1. und 2. April 1950 in Genf statt. An ihr wurden zwei Hauptvorträge gehalten, der eine von Mlle O. TUZET, Leiterin des Laboratoriums Arago, Banyuls, über das Thema „Le spermatozoïde dans la série animale“, der andere von Herrn Prof. Dr. F. BALTZER, Bern, über „Entwicklungsphysiologische Betrachtungen

AUG 20 1951

über die Probleme der Homologie und des Bauplans“. In zwanzig weiteren Referaten teilten Mitglieder unserer Gesellschaft die Ergebnisse ihrer Untersuchungen mit. Alle diese Mitteilungen sind, teilweise in gekürzter Form, in der *Revue suisse de Zoologie*, T. 57, erschienen.

Vom 10.—16. April 1950 hielten in Basel unter dem Patronat von Prof. Dr. A. PORTMANN die Jungzoologen ihren zweiten internationalen Kongress ab. Besichtigungen und Demonstrationen wurden in den zoologischen und entomologischen Instituten der Hochschulen von Basel und Zürich, ferner im Schweizerischen Tropeninstitut und in der Firma J.R. GEIGY in Basel und in der Eidgenössischen Versuchsanstalt für Obst-Wein- und Gartenbau in Wädenswil durchgeführt.

An der 130. Jahresversammlung der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in Davos hielt unsere Gesellschaft gemeinsam mit der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft am 27. August ihre Sektionssitzung ab mit Mitteilungen von Seiten unserer Mitglieder H. A. GUÉNIN (Lausanne), F. E. LEHMANN (Bern), H. BURLA (Zürich), H. NATER (Zürich) und A. NADIG (Zuz). Vorgängig fand zusammen mit der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft am gleichen Vormittage unter dem Vorsitze von Prof. DE BEAUMONT ein Symposium über Bodenbiologie, Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark, statt, an welchem Dr. H. GISIN (Genf) das Zoologische Referat übernahm. Prof. E. HADORN (Zürich) hielt an der Jahresversammlung der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft den 4. Hauptvortrag über das Thema: „50 Jahre Vererbungsforschung“.

### *Mitglieder.*

Der *Mitgliederbestand* verzeichnet eine leichte Abnahme von 209 im Vorjahre auf 203 am 31. Dezember 1950.

Leider verloren wir durch den Hinschied von Prof. Dr. J. U. DUERST eines unserer ältesten Mitglieder, das seit 1911 unserer Gesellschaft angehörte. Prof. DUERST, der 1899 an der Universität Zürich promovierte und sich 1902 an der Eidgenössischen Technischen Hochschule für Zoologie und Tierzucht habilitierte, wurde von 1908 an als Inhaber des Lehrstuhles für Tierzucht und Veterinärhygiene an der Universität Bern durch seine vielseitigen Unter-



suchungen über Tierrassen in prähistorischer und frühgeschichtlicher Zeit, über Vererbungslehre von Rind und Pferd, pathologische Rasseneigenschaften und allgemeine Hygiene weit über die Grenzen unseres Landes bekannt.

Am 15. September feierte unser verehrter Ehrenpräsident, Dr. Eugène PENARD in Genf, in voller Rüstigkeit seinen 95. Geburtstag, zu welchem Anlass ihm unsere Gesellschaft aufs herzlichste gratulierte.

#### *Arbeitsplätze in Neapel und Roscoff.*

An der Zoologischen Station in Neapel arbeiteten ausser Prof. Kurt MEYER, Chemisches Laboratorium der Universität Genf, und zwei Studierenden des Zoologischen Institutes in Bern, folgende Mitglieder unserer Gesellschaft: Prof. F. E. LEHMANN, von Mitte März bis Anfangs April und später wieder im September und Oktober zusammen mit Dr. A. BRETSCHER (Präparation von Eimaterial mariner Tiere für elektronenoptische Untersuchungen) und Dr. H. MISLIN, vom 20. März bis 6. April (Fortführung früherer Untersuchungen über den peripheren Kreislauf bei Tintenfischen).

Den Arbeitsplatz der biologischen Station in Roscoff benutzten ausser Dr. M. DIETHELM, Alt-Seminarlehrer, Schwyz, je ein Studierender der Zoologischen Institute Lausanne, Neuchâtel und Zürich.

#### *Revue suisse de Zoologie.*

1950 erschien der 57. Band der *Revue suisse de Zoologie* mit 37 Arbeiten auf 813 Seiten, 348 Figuren und 55 Tafeln im Text. Ausserdem konnten noch zwei „Fascicules supplémentaires“ erscheinen, von welchen der erste zehn Arbeiten auf 168 Seiten mit 9 Figuren und 2 Tafeln, der zweite eine Arbeit auf 144 Seiten mit 47 Figuren und 4 Tafeln enthält. Total: 48 Arbeiten mit 1125 Seiten Text, 404 Figuren und 61 Tafeln.

#### *Subventionen.*

Das Erscheinen der für uns Schweizer Zoologen so wichtigen *Revue suisse de Zoologie* im angegebenen Umfange wurde nur ermöglicht durch die Bundessubvention von Fr. 3.500.—, welche

uns auch dieses Jahr durch die S.N.G. vermittelt wurde. Ausserdem lieferte unsere Gesellschaft der *Revue* einen Beitrag von Fr. 600.—.

Die Vogelwarte Sempach wurde von unserer Gesellschaft wiederum mit Fr. 200.— unterstützt.

## 2. RAPPORT DU TRÉSORIER

Au 1<sup>er</sup> janvier 1951, l'effectif de la société s'élevait à 203 membres, sur lesquels 189 paient des cotisations. Sur les 22 membres en retard pour leurs versements, 9 habitent l'étranger. Nous avons enregistré la démission régulière de 4 membres et j'ai supprimé de nos listes un certain nombre de personnes qui ne donnent plus signe de vie depuis un certain temps. Nous avons eu le regret d'apprendre le décès du professeur Dr J.U. DUERST, Anet.

Les comptes bouclent encore par un déficit de 319 fr. 50, un peu inférieur aux prévisions budgétaires. Ce déficit est inévitable, causé en partie par des frais généraux incompressibles, et surtout par la coûteuse distribution des fascicules de la *Revue* où sont publiés les travaux de notre assemblée annuelle. Ces tirés à part nous ont coûté, cette année plus de quatre cents francs. Plus ce fascicule est important, plus il grève notre compte, naturellement.

A la fin de l'exercice, notre compte de chèque étant insuffisant, j'ai dû prélever une somme de 600 francs sur notre compte de dépôt.

Notre compte capital traînait depuis de nombreuses années des titres sans valeur. Sur le conseil de la banque, j'ai donné ordre de les vendre, et la modique somme que nous en avons retirée a servi à combler un déficit de notre compte en banque. Cette opération entraînera quelques économies.

*Récapitulation des comptes.*

*Banque Pictet:*

Solde débiteur 1949 . . . . .	100,—
Intérêts dus . . . . .	2,10
Frais et droits de garde . . . . .	13,20
Intérêts semestriels. Certificats de dépôt.	
Caisse Hypothécaire . . . . .	105,—
Vente de titres . . . . .	85,30
Solde créditeur à nouveau . . . . .	75,—

*Caisse et compte de chèques:*

En Caisse janvier 1950 . . . . .	19,24	
Au compte de chèques janvier 1950 . .	203,93	
Cotisations . . . . .	1.207,—	
Subside fédéral pour la <i>Revue</i> . . . . .	3.500,—	
Intérêts du compte de chèques . . . . .	—,90	
Frais généraux et tirés à part fasc. <i>Revue</i>		858,20
Subside fédéral versé à la <i>Revue</i> . . . . .		3.500,—
Subvention à <i>Revue</i> (prélevée sur le compte de dépôt) . . . . .		—,—
Subvention à Station de Sempach . . . .		200,—
Divers . . . . .		10,—
Solde en caisse, janvier 1951 . . . . .		30,04
Solde au compte de chèques, janvier 1951		332,83
	<hr/>	<hr/>
	5.121,37	5.121,37

*Compte capital.*

5000 francs Certificats de dépôt Caisse hypothécaire 3%, 1954 . . . . .	5.000,—
Livret de dépôt S.B.S. n° 12.721 . . . . .	725,90
	<hr/>
	5.725,90

*Bilan.*

*Actif.*

Compte capital . .	5.725,90	Actif janvier 1950	6.408,27
Caisse . . . . .	30,04		
Compte de chèques.	332,83		
Déficit de l'exercice	319,50		
	<hr/>		<hr/>
	6.408,27		6.408,27
	<hr/>		<hr/>

*Propositions de budget pour 1951*

Comparativement au budget de 1950, nous sommes obligés de prévoir une augmentation du poste frais généraux et de la somme prévue pour l'impression des tirés à part du fascicule de la séance. Nous aurons donc aux dépenses :

600	francs.	Subvention à la <i>Revue</i> .
200	»	Subvention à la Station de Sempach.
100	»	Subvention au comité annuel.
400	»	Frais de tirés à part de la <i>Revue</i> .
300	»	Frais généraux.

Aux recettes on peut compter sur :

500	francs.	Une centaine de cotisations à 5 francs.
500	»	Une cinquantaine de cotisations à 10 francs.
200	»	Cotisations en retard et membres à l'étranger.
100	»	Intérêts du capital.

Le déficit prévisible de 300 francs peut être couvert par un nouveau prélèvement sur notre compte de dépôt. Si l'assemblée estime que ce compte doit être gardé en réserve, l'augmentation des cotisations est inéluctable. La cotisation de 5 francs étant portée à 6 francs et celle de 10 à 12 francs, le déficit probable serait ramené à 100 francs environ.

*Le trésorier :* E. DOTRENS.



### 3. RAPPORT DES VÉRIFICATEURS DES COMPTES.

Les soussignés ont procédé ce jour à la vérification des comptes de la Société suisse de Zoologie pour l'année 1950.

Après un pointage des pièces justificatives, ils ont reconnu les comptes exacts et ils invitent l'assemblée à en donner décharge au trésorier, avec vifs remerciements pour sa gestion.

*Les vérificateurs :*

G. DUBOIS

M. WILDHABER

Die Berichte werden einstimmig angenommen und verdankt. Das budgetierte Defizit von Fr. 300.— soll auf Vorschlag von Herrn DOTTRENS vom Bankguthaben gedeckt werden. Die Frage, ob der Mitgliederbeitrag erhöht werden soll, kann nur in Zusammenhang mit einer Statutenänderung behandelt werden. Eine Bereinigung der Statuten wird für die Jahresversammlung 1952 in Lausanne vorgesehen.

### 4. WAHL DES JAHRESVORSTANDES.

Als neuer Vorstand wird mit Akklamation gewählt:

*Präsident:* Prof. Dr. J. DE BEAUMONT

*Vizepräsident:* Prof. Dr. R. MATTHEY.

*Sekretär:* Dr. J. AUBERT.

### 5. WAHL DER RECHNUNGSREVISOREN.

Da keine Rücktrittserklärung vorliegt, werden Dr. G. DUBOIS und Dr. M. WILDHABER mit Akklamation wiedergewählt.

### 6. AUFNAHME NEUER MITGLIEDER

Als neue Mitglieder werden aufgenommen:

AEPPLI Ernst, Dr. phil., Zürich; BUCHER Nelly, cand. phil., Zürich; CHEN Pei-Shen, Dr. phil., Zürich; CWILICH Rahel, cand.

phil., Basel; FRITZ-NIGGLI Hedi, Dr. phil., Zürich; HUGGEL Hans Jörg, cand. phil., Münchenstein; JEVSEENKO Olga, cand. phil., Dornach; MÜLLER Heinrich, cand. phil., Biel; MULLER Walter, cand. phil., MuttENZ; RICKENBACHER J., Dr. med., Zürich; SCHENK R., Dr. med., Zürich; SCHNEIDER Fritz, Dr. phil., Wädenswil; THEILER Karl, Dr. med., Zürich; THOMANN Otto, Dr. phil., Zollikon; WEIDMANN Ulrich, cand. phil., Zürich; WACKERNAGEL Hans, cand. phil., Basel.

## 7. VARIA.

Prof. BAER teilt mit, dass die Beteiligung der Schweiz an der Forschungsstation in Adiopodoumé (Elfenbeinküste) zustande gekommen ist. Geldmittel sind genügend vorhanden. Das Wohnhaus ist im Bau, auch das Laboratorium wird in ca. einem Jahr fertig sein. Als erster Schweizer wird Dr. H. BURLA von dieser Gelegenheit Gebrauch machen können.

Prof. BALTZER stellt fest, dass die Arbeitsplätze in Roscoff viel zu wenig benützt werden. Diesen Sommer finden wieder 3 von der Sorbonne organisierte Kurse statt. Im Interesse der jungen Zoologen und auch in Hinblick auf die Erhaltung der Plätze sollten Studenten mehr auf diese Möglichkeit aufmerksam gemacht werden. Die Plätze stehen nicht nur immatrikulierten Studenten, sondern z. B. auch Mittelschullehrern offen (Anfrage Dr. PLATTNER).

## WISSENSCHAFTLICHE SITZUNGEN

*Samstag, den 17. März 1951.*

- H. GLOOR (Zürich): Kältepolyploidie in Ganglienzellen von *Drosophila hydei*.
- E. AEPPLI (Zürich): Die Chromosomenverhältnisse bei *Dendrocoelum infernale* (Steinmann). Ein Beitrag zur Polyploidie im Tierreich.
- J. RICKENBACHER (Zürich): Der Nukleinstoffwechsel in der Augenentwicklung bei Amphibien.

- R. SCHENK (Zürich): Defektoperationen an der dorsalen Urmundlippe junger Gastrulae von *Triton alpestris*.
- K. THEILER (Zürich): Die Entwicklung der Zwischenwirbelscheiben bei der Short-Danforth Maus.
- G. TÖNDURY (Zürich): Embryopathia rubeolosa.
- W. FRITZ (Basel): Ueber die Möglichkeit einer Uebertragung von *Toxoplasma* vom Hund auf den Menschen und über das Vorkommen des Erregers bei Tieren.
- A. BAIRATI und F. E. LEHMANN (Bern): Ueber die Feinstruktur des Hyaloplasmas von *Amoeba proteus*.
- A. BRETSCHER (Bern): Vergleich der Beinentwicklung von vier Hühnerrassen nach Colchicinbehandlung.
- A. BRETSCHER und P. TSCHUMI (Bern): Gestufte Reduktion von chemisch behandelten *Xenopus*-Beinen.
- S. ROSIN (Bern): Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante Pearl (Pl) von *Drosophila melanogaster*.
- F. BALTZER und W. SCHÖNMANN (Bern): Ueber die Letalität des Bastards *Triton* ♀ × *Salamandra* ♂.
- P. S. CHEN und F. BALTZER (Zürich und Bern): Untersuchungen über die Determination der Haftdrüsen bei *Bombinator pachypus* (xenoplastische Transplantation).
- M. LÜSCHER (Basel): Ueber die Determination der Ersatzgeschlechiere bei der Termiten *Kaloterme flavicollis*.
- H. A. GUÉNIN (Lausanne): La formule chromosomiale de Coléoptères Ténébrionidés nord-africains. II. Erodiinae.
- R. GEIGY und U. RAHM (Basel): Beiträge zur experimentellen Analyse der Metamorphose von *Sialis lutaria* L.
- R. GEIGY und E. ERNST (Basel): Lebensdauer hungernder Termiten bei verschiedenen Luftfeuchtigkeiten.
- R. LOTMAR (Zürich): Die Wirkung von Ultraschall auf verschiedene Entwicklungsstadien von *Drosophila melanogaster*.
- H. MÜLLER (Biel): Zur Biologie von Hermelin (*Mustela erminea* L.) und Mauswiesel (*M. nivalis* L.).
- U. WEIDMANN (Zürich): Ueber den systematischen Wert von Balzhandlungen bei *Drosophila*.

- H. MISLIN und L. RIESTERER (Basel): Zur Analyse des Elektroangiogramms.  
A. PORTMANN (Basel): Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Stammesgeschichte der Vögel und Säuger.  
E. DOTRENS (Genève): Le Lavaret du lac d'Aiguebelette.  
J. SEILER (Zürich): Analyse des intersexen Fühlers.

*Gastvorträge über neue Evolutionstheorien*

- M. J. HEUTS (Louvain): Die Genese der Höhlenfauna.  
K. MAMPELL (Philadelphia): Wandlungen des Organischen.

An die beiden Gastvorträge schloss sich eine angeregte Diskussion.

Am Samstag fand das gemeinsame Nachtessen mit anschliessendem Filmvortrag von Prof. PEYER über die Kopulation von *Limax Redii*, am Sonntag ein gemeinsames Mittagessen im Restaurant des Zoo mit Besichtigung des Gartens statt.

Der Jahresvorstand:

H. STEINER,	E. HADORN
<i>Präsident</i>	<i>Vizepräsident</i>

H. GLOOR,  
*Sekretär.*

---



LISTE DES MEMBRES  
DE LA  
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

17 mars 1951

---

**Président d'honneur :**

\*PENARD, Eugène, Dr ès Sc., Kermont, Petit-Saconnex, Genève.

**A. Membre à vie :**

\*NÆF, R.-M., Thun.

**B. Membres ordinaires :**

\*ABOIM, A. N., Dr ès sc., Junta de Investigações Coloniais — Entomologia, R. da Junqueira 88, Lisboa, Portugal.

AELLEN, Willy, Assistant, Institut de Zoologie, Neuchâtel.

AEPPLI E., Dr phil., Neumünsterstr. 34, Zürich.

ALTHERR, E., Dr, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).

<sup>1)</sup> \*ANDERS, Georg, stud. phil., Zoolog. Institut, Zürich.

ANDRES, Gert., Dr, Zool. Institut der Universität, Bern.

AUBERT, J., Dr, Musée zoologique, Lausanne.

<sup>1)</sup> \*AUBERT, J., Beaux-Arts 6, Neuchâtel.

\*AUBERT, S., Prof., Philosophes 26, Yverdon.

BAER, J. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.

BALTZER, F., Prof. Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.

BÄSCHLIN, C., Dr, Seminarlehrer, Aarau.

BAUMANN, F., Prof. Dr, Naturhist. Museum, Bern.

BAUMEISTER, L., Dr, St. Gallerring 87, Basel.

BEAUMONT (de), J., Prof. Dr, Labor. de Zoologie, Université, Lausanne,

\*BERNASCONI, Antonio, Dr, Florhofgasse 1, Zürich I.

\*BEYER, R., Frl. Dr, Kaiser Wilhelm Institut für medizinische Forschung  
Heidelberg.

BIEBER, Alb., Dr, Rennweg 34, Basel.

\*BINDER, E., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.

\*BISCHLER, V., M<sup>lle</sup>, Dr, 5 quai du Mont-Blanc, Genève.

BLANC, M., lic. sc., Sablons 33, Neuchâtel.

BLOCH, J., Prof. Dr, Burgunderstrasse 4, Solothurn.

BLOCH-WEIL, S., Frau Dr, Steinenring 19, Basel.

BLOME, A., Elsässerstrasse 44, Basel.

BLUNTSCHLI, H., Prof. Dr, Aebistrasse 9, Bern.

- \*BÖNI-GEIGER, A., Dr, Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.  
1) \*BOPP, Peter, cand. phil., Glaserbergstrasse 82, Basel.  
\*BÖSIGER-ENSNER, Dr, Kasernenstrasse 34, Basel.  
BOVEY, P., Prof. Dr, Entomol. Institut E.T.H., Zürich.  
\*BOVEY, René, Dr., Physics dept., King's College, Strand, London W.C.2.  
BRETSCHER, Alfred, Dr phil., Zool. Institut, Universität, Bern.  
\*BRITSCHGI, H., Tropen Institut, Basel.  
1) \*BRUHIN, Herbert, Gotthelfstrasse 5, Basel.  
1) \*BRUNOLD, E., Frl., cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.  
1) \*BUCHER, Nelly, Frl., cand. phil., Tramstr. 52, Zürich 50.  
BÜCHI, Otmar, Dr, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 60, Fribourg.  
1) \*BURCKHARDT, Dietrich, cand. phil., Sevogelstr. 81, Basel.  
1) \*BURGDORFER, Willy, stud. phil., Hardstr. 122, Basel.  
\*BÜRGER, André, Assistant, Institut Zool., Université, Neuchâtel.  
\*BURLA, Hans, Dr, Lureiweg 4, Zürich 8.  
CHAPPUIS, P.-A., Dr, Lab. de zoologie, Faculté des Sciences. Toulouse, H<sup>te</sup> Garonne, France.  
\*CHEN, Pei-Shen, Dr phil., Zool. Institut, Universität, Zürich.  
CUONY, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.  
\*CURRY, H. A., Dr, 620 Sheridan Blvd, Orlando, Fla., (U.S.A.).  
1) \*CWILICH, Rahel, Frl., cand. phil., Heubergstr. 22, Basel.  
\*DANON-GALLAND, Mathilde, 7, rue J.-Grosselin, Genève.  
\*DELLA SANTA, Ed., professeur au Collège, Genève.  
DOHRN, R., Prof. Dr, Stazione zoologica, Acquario, Via nazionale, Napoli (Italie).  
DOTTRENS, E., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
\*DOVAZ, Renée, 99 Florissant, Genève.  
DU BOIS, A.-M., M<sup>lle</sup>, Dr, Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.  
DUBOIS, G., Dr, Avenue du Premier mars 33, Neuchâtel.  
1) \*EBERHARD, Ernst, stud. phil., Laufen.  
\*EDER, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.  
\*ERNST, E. Laufen.  
ESCHER, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.  
\*EYMANN, Hermann, Riedweg 2, Bern.  
FAES, H., Dr, Anc. Directeur Station fédérale essais viticoles, Montgibert, Lausanne.  
FANKHAUSER, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.  
FAVRE, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
FERRIÈRE, Ch., Dr, route de Florissant 57, Genève.  
\*FISCHBERG, Michael, Dr, Lab. of anim. Genetics, King's House, Edinburgh.  
\*FLORIN, J., Dr, Feldbachstr. 5, St. Gallen.  
FORCART, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.

- \*FREI-GOESSLER, Frau Dr, En Trembley, Prangins (Vaud).  
\*FRITZ, Walter, Dr, Hackbergstr. 35, Riehen (Basel).  
FRITZ-NIGGLI, Hedi, Frau, Dr phil., Bellarairain 2, Zürich 2.  
GALLERA, J., Dr, Institut d'histologie, Ecole de Médecine, Lausanne.  
1) \*GANDER, Ralf, cand. phil., Schweiz. Tropen-Institut, Socinstr., Basel.  
1) \*GEIGER, Wolfgang, cand. phil., Wettsteinallee 29, Basel.  
GEIGY, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 397, Basel.  
GERBER, A., Dr, Baumlihofstrasse 150, Basel.  
GISI, Julie, Frl. Dr, Lehrerin an der Töchterschule, Burgunderstr. 40, Basel.  
GISIN, Hermann, Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
\*GLOOR, H., Dr, Winterthurerstrasse 52, Zürich.  
1) \*GÖHRINGER, Rudolf, cand. phil., Grenzacherstrasse 86, Basel.  
\*GRABER, Hans, Dr, Hohenklingenstr. 41, Zürich-Höngg.  
1) \*GROBE, Dorrit, Frl., stud. phil., Tropen Institut, Basel.  
GUÉNIN, A., Dr, chef des travaux, Institut Zool., Université, Lausanne.  
GUNTERT, H., Dr, Herrengasse, Schwyz.  
GUYÉNOT, E., Prof. Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.  
HADORN, E., Prof. Dr, Zool. Inst. Universität, Zürich.  
\*HALLER, P. H., Dr, Gundeldingerstr. 91, Basel.  
HÄMMERLI-BOVERI, Victoire, Frau Dr, Ottostr. 20, Chur.  
HANDSCHIN, Ed., Prof. Dr, Missionsstr. 9, Basel.  
HEDIGER, H., Prof. Dr, Zoolog. Garten, Basel.  
HERBIG-SANDREUTER, H., Mme, Dr, Aeschenstrasse 20, Basel.  
1) \*HERZOG, Peter, stud. phil., Dornhäglistweg 5, Arlesheim.  
1) \*HILFIKER, Adolf, stud. phil., Zoolog. Garten, Basel.  
\*HODLER, Felix, Dr, Sek.-Lehrer, Huttwil.  
1) \*HOFFMANN, Lukas, stud. phil., Schönenberg; Pratteln.  
HOFMÄNNER, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.  
\*HOFSTETTER-NARBEL, Marguerite, Mme, Dr, Labor. de Zoologie de l'Université, Lausanne.  
\*HUBER, A., Dr, Lehrer am Realgymnasium, Holeeletten 20, Basel.  
\*HUBER, W., Dr, Reiserstrasse 59, Olten.  
HÜBSCHER, H., Dr, Reallehrer, Feldstrasse 17, Schaffhausen.  
1) \*HUGGEL, Hans Jörg, cand. phil., Göbliweg 9, Münchenstein.  
\*HUMBEL, E., dipl. Naturwiss. E.T.H., Baslerstr. 392, Laufenburg (Aargau).  
\*JENNI, Werner, Gymnasiallehrer, Ottenbergstr. 36, Zürich 49.  
1) \*JEVSEENKO, Olga, Frl., Alter Schlossweg 719, Dornach.  
KAELIN, J., Prof. Dr, Pérolles 24, Fribourg.  
KEISER, Fred., Dr, Marschallenstr. 78, Basel.  
1) \*KIORTSIS, Vassilios, 54 bis, Malagnou, Genève.  
KNOPFLI, W., Dr, Stauffacherstrasse 9, Zürich 4.  
\*KOCH, Joseph, Löbernstr. 17, Zug.  
\*KOCHER, Cl., Dr, Hebelstr. 49, Basel.

- \*KREBSER, W., Buchhändler, Thun.  
KÜENZI, W., Dr, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.  
\*KUPKA, E., Dr, Zool. Institut der Universität, Graz (Österreich).  
LEHMANN, F. E., Prof. Dr, Kuhnweg 10, Bern.  
\*LIBERT, Odette, 124, route de Chêne, Genève.  
\*LINDENMANN, Walter, Brückfeldstr. 4, Münchenstein. Baselland.  
LINDER, C., anc. prof., Dr, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.  
LOTMAR, Ruth, Frl. Dr, Inst. F. Physikalische Therapie. Kantonsspital, Zürich.  
\*LÜSCHER, M., Dr, Riehentorstrasse 33, Basel.  
\*LUTZ, H., Dr, Weinbergstrasse 6, Chur.  
MANDACH (von) Erwin, Dr med., Schützengraben 20, Schaffhausen.  
MATTHEY, R., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.  
MENZEL, R., Dr, Eidgen. Versuchsanstalt, Wädenswil.  
MERMOD, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
MEYER, Frieda, Frl., Dr, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).  
MEYER-HOLZAPFEL, M., Frau Dr, Dalmaziquai 149, Bern.  
MICHEL, F., Dr, Rougemontweg 9, Thun 4.  
MISLIN, H., Dr, Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).  
MONARD, A., Prof. Dr, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.  
MONTET, Gabrielle, M<sup>lle</sup>, Dr, Le Verger, Saint-Légier sur Vevey.  
1) \*MORGENTHALER, Hans, cand. phil., Talbrännliweg 33, Liebefeld, Bern.  
MORGENTHALER, O., Dr, Landwirtsch. Versuchsanstalt, Bienenabteilung, Bern-Liebefeld.  
1) \*MOSER, Hermann, stud. phil., Spalenberg 29, Basel.  
1) \*MULLER, Heinrich, cand. phil., Redernweg 1, Basel.  
MÜLLER, R., Dr, Helvetiastrasse 21, Bern.  
1) \*MÜLLER, Walter, cand. phil., Kreuznagelweg 13, Muttenz.  
NADIG, Ad., Dr, Lyceum, Zuoz.  
NEUKOMM, Serge, Dr, Centre anticancéreux, Hôpital cantonal, Lausanne.  
NOLL, H., Dr, Spalentorweg 27, Basel.  
NÜESCH, H., Dr, Zool. Anstalt, Universität, Basel.  
1) \*OPRECHT, Frl. Eva, cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.  
\*PERROT, J.-L., Dr, Le Verex, Allaman (Vaud).  
PEYER, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.  
\*PIQUET, J. M<sup>lle</sup>, Dr, 25 boulevard Georges-Favon, Genève.  
PLATTNER, W., Dr, Schneebergstrasse 4, St. Gallen.  
PONSE, Kitty, M<sup>lle</sup>, Prof. Dr, Institut de Zoologie exp., route de Maignou, 154, Genève.  
\*POPOFF, N., Prof. Dr, Ecole de Médecine, Lausanne.  
PORTMANN, Ad., Prof. Dr, Zool. Anst., Universität, Basel.  
\*PRUVOT-FOL, M<sup>me</sup>, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).  
QUARTIER, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.  
1) \*RAHM, Urs., stud. phil., Wenkenhaldeweg 20, Riehen.  
REICHENSBERGER, Aug., Prof., Dr, Buschstr. 22, Bonn a/Rhein. (22 c).



- REIFF, M., Dr, Unterer Schellenberg 55, Riehen (Basel).
- \*REINHARDT, H., Dr, Rossbergstr. 26, Zürich 2.
- REVILLIOD, Pierre, Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- \*REY, A., Dr, 3, rue de l'Hôtel-de-Ville, Genève.
- \*RICKENBACHER, J., Dr med., Anatom. Institut, Universität, Zürich.
- ROSIN, S., Dr, Zool. Institut, Universität, Bern.
- \*ROTH, Hermann, Dr, Dunastr. 7, Bern.
- \*RÖTHELI, Adolf, Dr, Solothurnstr., Büren a. Aare.
- 1) \*SAGER, Esther, Frll., Ackerstr. 44, Basel.
- SCHAEPP, Th., Dr, Mühlebachstr. 41, Zürich 8.
- \*SCHÄFFER, Käthe, Frll., Dr, Schweiz. Tropen-Institut, Socinstr., Basel.
- SCHAUB, S., Dr, Breisacherstrasse 35, Basel.
- \*SCHENK, R., Dr med., Anatom. Institut, Universität, Zürich.
- SCHENKEL, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.
- SCHIFFERLI, A., Dr, Sempach.
- SCHINZ, H. R., Prof. Dr., Kurhausstrasse 78, Zürich 7.
- SCHMASSMANN, W., Dr, Kant. Wasserwirtschafts Experte, Langhagweg 7, Liestal.
- SCHMELZ, O., médecin-dentiste, rue Léopold Robert, 64, La Chaux-de-Fonds.
- \*SCHMID, H., Dr méd., rue du Stand, Bienne.
- \*SCHMIDT-EHRENBERG, L., Fräul. Dr, Susenbergstrasse 93, Zürich.
- SCHNEIDER, Fritz, Dr phil., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.
- SCHNEIDER-ORELLI, O., Prof., Dr, Winzerstr. 64, Zürich 10.
- SCHÖNMANN, W., Dr., Schützengasse 86, Biel.
- SCHOPFER, W. H., Prof. Dr., Jubiläumsstr. 57, Bern.
- \*SCHREYER, O., Dr, Denzlerstrasse 12, Bern.
- \*SCHREYER, O., Dr, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
- SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof., Dr, Zoologisches Institut, E.T.H., Zürich.
- 1) \*SOBELS, F.H., cand. phil., Zool. Lab. der Rijks-Universiteit, Janskerkhof 3, Utrecht.
- \*STAIGER, Hansrudolf, Dr., Augsterweg 17, Basel.
- \*STÄUBLE, Aloys, Dr., Institut Bethlehem, Immensee.
- \*STAUFFER, Erwin, Dr, In den Klosterreben 48, Basel.
- STEINER-BALTZER, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
- STEINER, G., Dr, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
- STEINER, H., Prof. Dr, Heilighüsli 10, Zürich 7.
- STEINMANN, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
- STOHLER, R., Dr, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
- \*STOLL, Eva, Frll., Dr, Weinplatz 3, Zürich 1.
- STRAUSS, F., Dr med., Stadtbachstr. 46, Bern.
- 1) \*STUDER, Marcel, Croix-Blanche 49, Les Verrières.
- \*SUTTER, E., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
- \*TABAN, Charles, 7, Pont-de-Ville, Chêne-Bougeries, Genève.

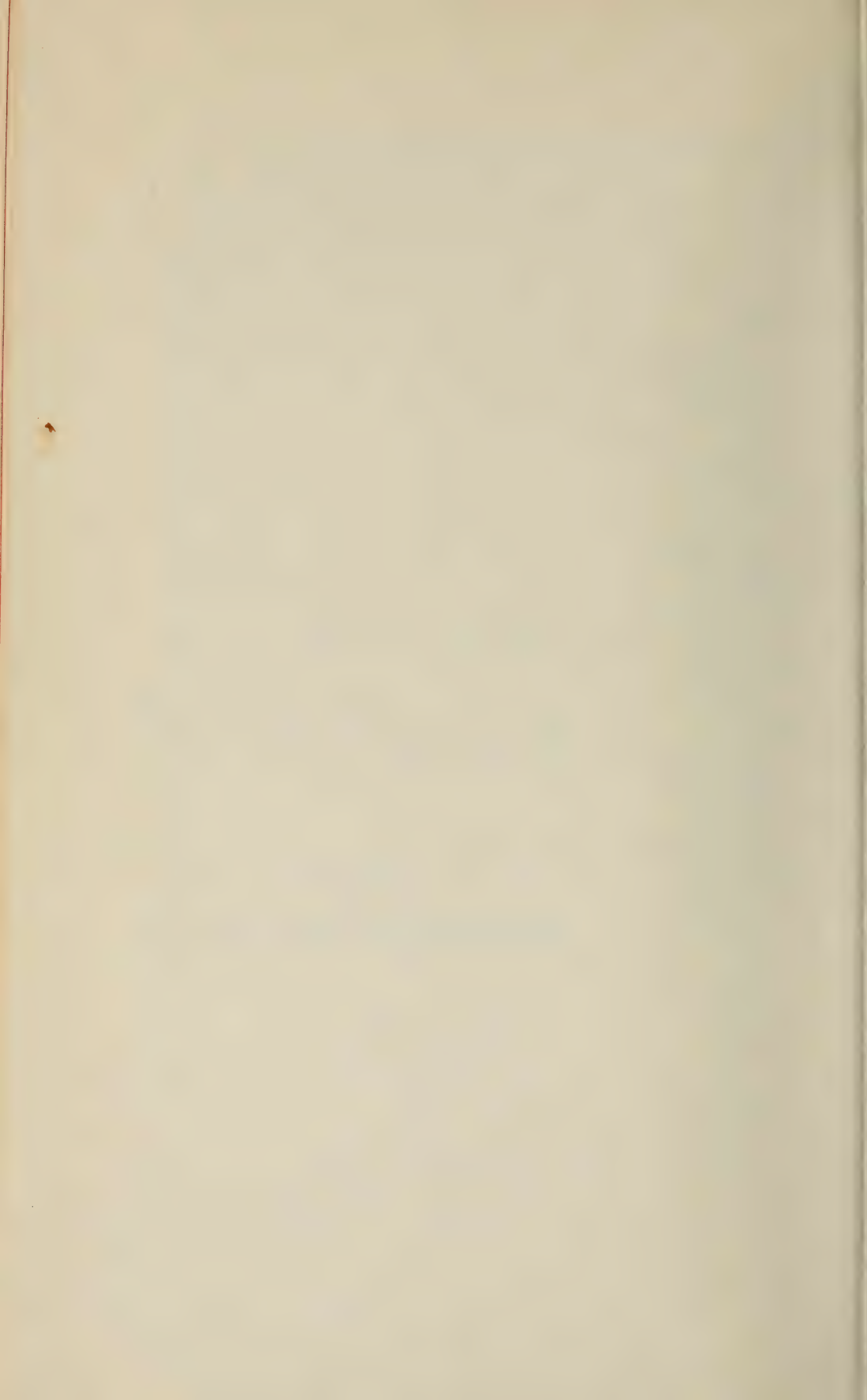
- \*TAILLARD, Willy, médecin, Dr ès sc., 8, route de Malagnou, Genève.  
THEILER, A., Prof. Dr, Horw bei Luzern.  
\*THEILER, Karl, Dr med., In der Hub 23, Zürich 57.  
1) \*THELIN, Luc, chemin des Fours 82, Cologny, Genève.  
\*THOMANN, Otto, Dr phil., Dufourstr. 26, Zollikon.  
\*TOBLER, Albert, Dr, Bahnweg 14, Küsnacht (Zürich).  
TÖNDURY, G., Prof. Dr, Höhestasse 69, Zollikon, Zürich.  
1) \*TSCHUMI, Pierre, Weyermatt, Nidau b. Biel.  
VALLETTE, M., Mlle, Dr, rue du Cloître, 2, Genève.  
\*VIQUERAT-FERRAZZINI, Denyse, 4, rue Ch.-Giron, Genève.  
VONWILLER, P., Dr, Kant. Pflegeanstalten, Rheinau (Zürich).  
WAGNER, Gerhart, Dr. phil., Seftigenstr. 186, Wabern, Bern.  
\*WALDER, Paul, Dr, Sekundar Lehrer, Richsterswil, Zürich.  
1) \*WEBER, Rudolf, cand. phil., Hauptstr. 43, Birsfelden.  
1) \*WEIDMANN, Ulrich, cand. phil., Bolleyst. 44, Zürich 6.  
WELTI, E., M<sup>me</sup>, Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.  
WERDER, O., Dr, Kirchliweg 8, St. Gallen 10.  
WETTSTEIN, E., Prof. Dr, Freiestrasse 139, Zurich 7.  
WIESMANN, R., Dr, Wilh. Denzstrasse 52, Binningen, Baselland.  
WILDHABER, M.-A., Dr pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.  
\*WIRZ, Käthi, Frl., Dr, Zoologische Anstalt der Universität, Basel.  
1) \*WACKERNAGEL, Hans, cand. phil., Sonnenweg 2, Basel.  
\*WOKER, Hanspeter, Dr, Hochstrasse 39, Zürich 7.  
\*WUTHRICH, M., Mlle, assistante à l'Inspectorat de la Chasse et de la Pêche, Neuchâtel.  
ZEHTNER, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).  
\*ZESIGER, Fred, Institut de Zoologie, Neuchâtel.  
ZINKERNAGEL, R., Dr, Sieglinweg 18, Riehen (Basel).  
1) \*ZWICKY, Karl, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Zürich.

Les membres dont le nom est précédé d'un \* ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

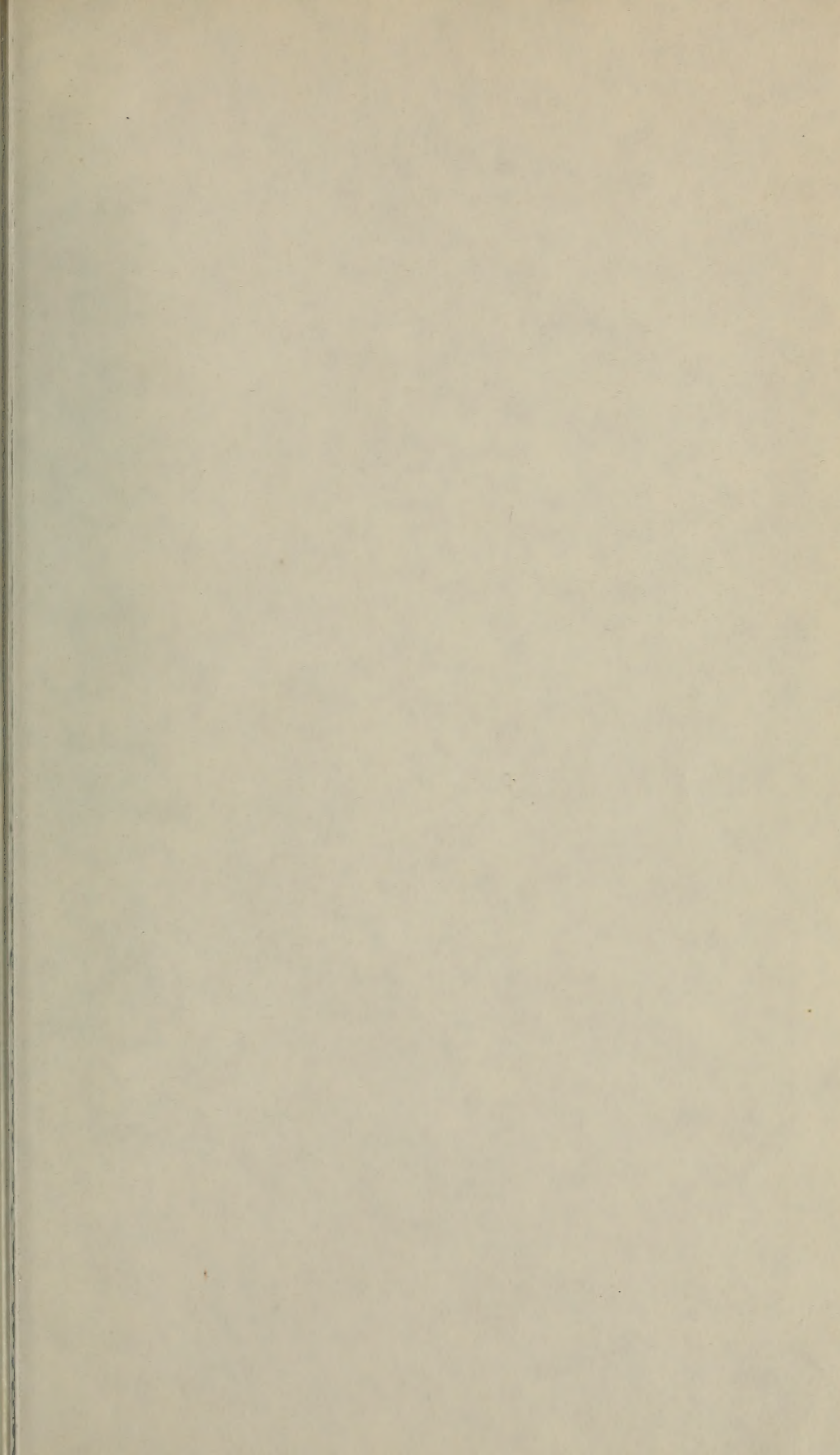
Ceux dont le nom est précédé d'un 1) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr E. DOTRENS, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

















SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1217